



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIA FLORESTAL  
PROGRAMA DE PÓS - GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS**



**INFLUÊNCIA DE TRAÇOS EM TAXAS DEMOGRÁFICAS DE  
ESPÉCIES ARBÓREAS EM FLORESTA ATLÂNTICA NO NORDESTE  
DO BRASIL**

**Hian de Assis Monteiro**

**RECIFE-PE**

**2013**

**HIAN DE ASSIS MONTEIRO**

**INFLUÊNCIA DE TRAÇOS EM TAXAS DEMOGRÁFICAS DE  
ESPÉCIES ARBÓREAS EM FLORESTA ATLÂNTICA NO  
NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação apresentada a Universidade Federal Rural de Pernambuco, como requisito do Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais para obtenção de Título de Mestre. Área de concentração: Ecologia e Conservação de Ecossistemas Florestais.

**Orientadora:** Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal

**Co-orientador:** Dr. Francisco Tarcísio Alves Júnior

**RECIFE-PE**

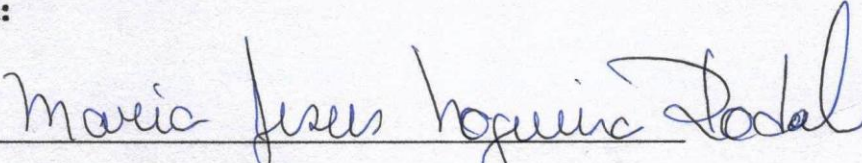
**2013**

**HLIAN DE ASSIS MONTEIRO**

**INFLUÊNCIA DE TRAÇOS EM TAXAS DEMOGRÁFICAS DE  
ESPÉCIES ARBÓREAS EM FLORESTA ATLÂNTICA NO NORDESTE  
DO BRASIL**

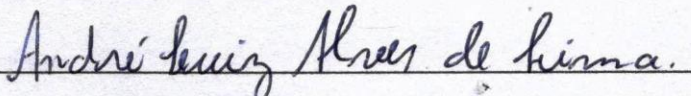
**Aprovada em: 17/06/2013**

**Banca examinadora:**



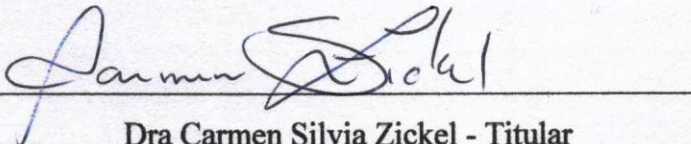
Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal - Orientadora

Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) - Departamento Biologia



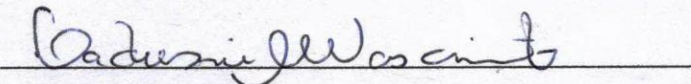
Dr. André Luiz Alves de Lima - Titular

Unidade Acadêmica de Serra Talhada (UAST) – Departamento de Biologia



Dra Carmen Silvia Zickel - Titular

Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) - Departamento Biologia



Dra. Ladvania Medeiros do Nascimento - Titular

(Prefeitura da Cidade do Recife - Secretaria do Meio Ambiente/SEMAN)

**RECIFE-PE**

**2013**

Dedico esta dissertação a Mari,  
Marquinhos e a equipe do Lafit.

# INFLUÊNCIA DE TRAÇOS EM TAXAS DEMOGRÁFICAS DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM FLORESTA ATLÂNTICA NO NORDESTE DO BRASIL

Autor: Hian de Assis Monteiro  
Orientadora: Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal  
Co-orientador: Dr. Francisco Tarcísio Alves Júnior

**RESUMO** - Com base na premissa que espécies apresentam diferentes estratégias para o uso e manutenção de recursos, sendo possível identificá-las quanto à sua semelhança, determinada pelos *trade-offs* entre traços, este trabalho tem por objetivo estudar os traços área foliar específica (AFE), densidade básica da madeira (DBM), altura máxima (Hmax) e forma de sementes (FS), e investigar a influência destes nas taxas mortalidade (MR) e crescimento (IPA) em 47 espécies arbóreas em um fragmento sob domínio de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil. As correlações, em sua maioria foram baixas e não significativas, exceto quando correlacionaram-se área foliar específica e densidade básica da madeira e; forma das sementes e taxas de crescimento, cujos valores foram moderados e significativos. As regressões apontaram densidade da madeira e altura máxima como os melhores preditores das taxas de mortalidade. A Análise Fatorial explicou em 70,44% a variabilidade total distribuída em três fatores compostos por traços e taxas. Observou-se ainda que as variáveis MR e Hmax, foram melhores rotacionadas ortogonalmente pelo método varimax e se encontram no primeiro fator, explicando 26,98% da variância do modelo. A Análise de Agrupamento, cuja matriz continha as variáveis MR, IPA, AFE e Hmax por espécie, confirmou a Análise Discriminante que permitiu identificar quatro grupos funcionais, no que diz respeito aos investimentos em traços em função do acréscimo ou decréscimo das taxas demográficas. Análises de Discriminantes, Agrupamento e de Componentes Principais permitiram identificar grupos: Grupo 1 – Espécies com altos valores de Hmax e AFE, valores baixos de IPA e valores ínfimos de MR; Grupo 2 – Espécies com valores ínfimos de Hmax, AFE e IPA, associados a altas taxas de MR; Grupo 3 – Espécies com valores baixos de Hmax, valores intermediários de AFE e MR, associados a altas taxas de IPA; Grupo 4 – Espécies com baixos valores de AFE e MR, associados a valores intermediários de Hmax e IPA.

**Palavras chave:** altura máxima, área foliar específica, densidade básica da madeira, forma de sementes, taxas demográficas.

# **INFLUENCE OF TRAITS IN DEMOGRAPHIC RATES OF TREE SPECIES IN ATLANTIC FOREST IN NORTHEAST BRAZIL**

Author: Hian de Assis Monteiro

Advisor: Maria Jesus Nogueira Rodal

Co-supervisor: Francisco Tarcísio Alves Júnior

**ABSTRACT** - Based on the premise that species have different strategies for the use and maintenance of resources, making it possible to identify them as to their similarity, determined by trade-offs between traits, this work aims to study the traits specific leaf area (SLA), wood density (WD), maximum height (Hmax) and shape of seed (SS), and investigate the influence of these mortality (MR) and growth rates (RGR) in 47 tree species in a fragment under Atlantic Forest in Northeast Brazil. The correlations, mostly were low and not significant, except when correlated specific leaf area and wood density and; the seed shape and growth rates, whose values were moderate and significant. The regressions showed wood density and maximum height as the best predictors of mortality rates. The Factorial Analysis explained in 70.44% total variability distributed in three factors composed of traits and rates. It is also noted that MR and Hmax were rotated orthogonally best by rotation and are in their first factor explaining 26.98% of the variance of the model. The Cluster Analysis, which contained the array variables MR, RGR, SLA and Hmax by species, confirmed the Discriminant Analysis that identified four functional groups, with regard to investments in the increase or decrease of the demographic rates. Discriminant Analysis, Cluster and Principal Component Analysis identified groups: Group 1 - Species with high values of Hmax and SLA, low values of RGR and negligible values of MR; Group 2 - Species with negligible values of Hmax, SLA and RGR, associated with high rates of MR; Group 3 - Species with low values of Hmax, intermediate values of SLA and MR, associated with high rates of RGR; Group 4 - Species with low values of SLA and MR, associated with intermediate values of Hmax and RGR.

**Key words:** maximum height, specific leaf area, wood density, seed shape, demographic rates.

## LISTA DE FIGURAS

	Pág.
<b>Figura 1-</b> Mapa da Mata de Zambana com o desenho esquemático das parcelas implantadas em ambiente de borda, intermediário e interior na Usina São José, Igarassu, PE.....	11
<b>Figura 2</b> – Gráficos de dispersão para os Coeficientes de Correlação de Pearson entre traços [área foliar específica (AFE), densidade básica da madeira (DBM), altura máxima (Hmax) e forma de sementes (FS)] e taxas demográficas [taxa de mortalidade (MR) e taxa de crescimento (IPA)] no dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE. Nível de significância: * $P < 0.05$ ; ** $P < 0.01$ ; n.s $P > 0.05$ .....	23
<b>Figura 3</b> – Análise de Agrupamento ilustrando a similaridade funcional entre espécies do dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE. O dendrograma com suas respectivas distâncias euclidianas entre os grupos formados foi gerado pelo método de Ward. Os números correspondem às espécies da Tabela 8.....	28
<b>Figura 4</b> – Análise de Componente Principais das espécies do dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE.....	29

## LISTA DE TABELAS

Pág.

<b>Tabela 1</b> – Famílias e espécies para o dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE, no intervalo da amostragem 2005 - 2011 com valores respectivos de área foliar específica (AFE), densidade básica da madeira (DBM), altura máxima (Hmax), forma de sementes (FS), taxa de mortalidade (MR) e taxa de crescimento (IPA).....	18
<b>Tabela 2</b> – Distribuição percentual das 47 espécies em classes de área foliar específica (AFE), densidade básica da madeira (DBM), altura máxima (Hmax) e forma de sementes (FS) com valores estimados no intervalo de amostragem compreendido entre 2005 - 2011 no dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE.....	21
<b>Tabela 3</b> – Coeficientes de Correlação de Pearson entre traços [área foliar específica (AFE), densidade básica da madeira (DBM), altura máxima (Hmax) e forma de sementes (FS)] e taxas demográficas [taxa de mortalidade (MR) e taxa de crescimento (IPA)] no dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE. Nível de significância: * $P < 0.05$ ; ** $P < 0.01$ ; n.s $P > 0.05$ .....	22
<b>Tabela 4</b> – Análise de regressão múltipla entre traços [área foliar específica (AFE), densidade básica da madeira (DBM), altura máxima (Hmax) e forma de sementes (FS)] e taxas demográficas [taxa de mortalidade (MR) e taxa de crescimento (IPA)] no dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE. Nível de significância: * $P < 0.05$ ; ** $P < 0.01$ ; n.s $P > 0.05$ .....	22
<b>Tabela 5</b> – Matriz de cargas fatoriais, comunalidades e variâncias específicas dos traços e taxas demográficas, obtidas na rotação varimax das espécies do dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE.....	27
<b>Tabela 6</b> – Pertinência da classificação dos grupos funcionais formados por meio de Análise Discriminante das plantas do dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE.....	27
<b>Tabela 7</b> – Funções discriminantes dos quatro grupos funcionais nas plantas no dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE.....	27
<b>Tabela 8</b> – Distribuição das espécies nos diferentes grupos funcionais gerados na Análise de Agrupamento nas plantas do dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE.....	30



## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>2</b>
<b>2. REVISÃO DE LITERATURA .....</b>	<b>4</b>
2.1. TRAÇOS .....	4
2.1.1 TRAÇO ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA .....	5
2.1.2 TRAÇO DENSIDADE DA MADEIRA .....	5
2.1.3 TRAÇO ALTURA MÁXIMA .....	6
2.1.4 TRAÇO FORMA DAS SEMENTES .....	7
2.2. TAXAS DEMOGRÁFICAS .....	8
2.2.1 TAXAS DE MORTALIDADE E TAXAS DE CRESCIMENTO .....	8
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>9</b>
3.1. ÁREA DE ESTUDO .....	9
3.2. DESENHO AMOSTRAL E CRITÉRIOS .....	10
3.3. TRAÇOS .....	11
3.4. TAXAS DEMOGRÁFICAS .....	13
3.5. ANÁLISES ESTATÍSTICAS .....	14
<b>4. RESULTADOS.....</b>	<b>15</b>
4.1. TRAÇOS .....	15
4.2. TAXAS DEMOGRÁFICAS .....	16
4.3. CORRELAÇÕES ENTRE TRAÇOS E TAXAS DEMOGRÁFICAS .....	17
4.4. ANÁLISES DE REGRESSÃO ENTRE TRAÇOS E TAXAS DEMOGRÁFICAS .....	17
4.5. GRUPOS FUNCIONAIS .....	25
<b>5. DISCUSSÃO .....</b>	<b>31</b>
5.1. CORRELAÇÃO ENTRE TRAÇOS .....	31
5.2. CORRELAÇÃO ENTRE TRAÇOS E TAXAS DEMOGRÁFICAS .....	31
5.3. ANÁLISES DE REGRESSÃO .....	34
5.4. GRUPOS FUNCIONAIS .....	36
<b>6. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>38</b>
<b>7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>40</b>

## 1. INTRODUÇÃO

O processo de fragmentação das florestas é, em grande parte, resultado da elevada antropização das paisagens, que perdem sua continuidade, ocasionando mudanças drásticas em sua estrutura e composição, diminuindo assim a variabilidade genética, causando extinções locais e, conseqüentemente, perda da biodiversidade (METZGER et al., 2009). Grime (1997) sugere que uma alta biodiversidade pode ser vital para manutenção da complexa estrutura dos ecossistemas, como é o caso das florestas tropicais, e observa ainda que esses ambientes toleram, até certo ponto, a perda de espécies sem que os principais processos ecossistêmicos sejam dramaticamente alterados. Algo que tem se pesquisado em ecossistemas distintos como campos, pradarias e florestas úmidas (TILMAN et al., 1997; HOOPER e VITOUSEK, 1997; CASTILHO, et al., 2006; KRAFT et al., 2008).

Nos ambientes tropicais, onde o impacto da fragmentação tem sido extensivamente relatado (METZGER et al., 2009), pesquisas sobre os *trade-offs* crescimento/sobrevivência e sobrevivência/reprodução em plantas têm sido desenvolvidas nos últimos anos, com objetivo de elaborar estratégias de conservação, especialmente em espécies arbóreas tropicais (KITAJIMA, 1994; WRIGHT et al., 2003). Concebe-se *trade-off* como a demanda conflitante existente entre caracteres ou traços que não podem ser aperfeiçoados, de modo simultâneo, numa planta (WESTOBY, 1998; WEIHER et al., 1999; LIMA, 2010).

Traços são características morfológicas e ou fisiológicas de plantas consideradas indicadores da ecologia das espécies (VIOLLE et al., 2007). Identificar e correlacionar os traços com o desempenho das plantas é uma ferramenta consistente para determinar suas estratégias ecológicas (POORTER et al., 2008; WRIGHT et al., 2010).

Considerando-se o efeito do comportamento das espécies no ecossistema, é possível classificá-las de acordo com suas estratégias de aquisição, uso e manutenção de recursos (LAVOREL et al., 1997). Determinadas espécies têm efeitos similares em um processo ecossistêmico específico (VITOUSEK e HOOPER, 1994), porém, para detectar a variabilidade e importância desses efeitos no ecossistema é preciso estudar determinados traços dessas plantas que estejam direta ou indiretamente relacionados aos processos ecológicos em questão. Traços *hard* como, eficiência do uso de nitrogênio,

fósforo e carbono, estão relacionados diretamente aos efeitos da espécie sobre o ecossistema (CORNELISSEN et al., 2003). Como são traços de medição dispendiosa, diferentes pesquisadores atentam para outros com mais fácil medição e com alta correlação com os primeiros (WALKER e LANGRIDGE, 2002; DIAZ et al., 2004).

Na perspectiva de que os traços das espécies determinam as suas taxas vitais, principalmente sobrevivência, crescimento e reprodução, Ackerly (2003) reconheceu a importância de pesquisas que visam à compreensão da sua variação. Vários traços têm sido propostos para se chegar a padrões universais, no que se refere ao desempenho da planta e suas estratégias ecológicas (DIAZ et al., 2004). Dentre os quais se destacam na literatura a densidade básica da madeira (DBM) que influi diretamente na longevidade da planta, taxa de crescimento relativo, resistência a danos e armazenamento de carbono (CHAVE et al., 2006); altura máxima (Hmax) que está relacionada a competição por luz, fecundidade e tempo de regeneração (CORNELISSEN et al., 2003); forma das sementes (FS) que está associado à qualidade de reprodução, duração da viabilidade da semente, persistência no solo, crescimento e estabelecimento inicial e capacidade de dispersão e colonização da planta (THOMPSON et al., 1993); e área foliar específica (AFE) que está associada com a taxa de crescimento relativo, taxa fotossintética máxima e investimento em defesa estrutural (REICH et al., 1999). Estes parâmetros, quando relacionados com taxas demográficas, a saber, taxa de mortalidade (MR) e taxa de crescimento (IPA), apresentam importantes variações explicitadas no estudo de correlações entre os mesmos (POORTER et al., 2008). A partir da interpretação destas correlações entre traços e taxas demográficas poderemos especular sobre estratégias de reprodução (MOLES et al., 2004), forma de crescimento (DIAZ et al., 2004) e aspectos fisiológicos e anatômicos (SACK e FROLE, 2006). Esses são traços de mensuração relativamente fácil (*soft*) e podem ser obtidos para um grande número de espécies (WESTOBY, 1998; WEIHER et al., 1999), ademais fornecem respostas a previsão da estrutura do ecossistema em função de mudanças globais (DIAZ et al., 2007; SUDING et al., 2008).

Neste estudo, espera-se que os traços mencionados de plantas de um trecho da floresta atlântica nordestina representem demandas conflitantes fundamentais que controlam as diferentes estratégias ecológicas das espécies e sejam fortemente correlacionados com suas taxas demográficas. Não obstante espera-se que a pesquisa

possibilite a identificação de grupos funcionais, sendo estes utilizados na caracterização e recuperação de ambientes perturbados, considerando a similaridade funcional entre as características de cada grupo.

## **2. REVISÃO DE LITERATURA**

### **2.1. TRAÇOS**

A expansão de estudos referentes à classificação das espécies vegetais de acordo com suas estratégias de sobrevivência tem sido ampliada e ao mesmo tempo tomada como uma ferramenta importante e viável para a resolução de questionamentos ecológicos fundamentais em escala de ecossistemas, paisagens e biomas, tornando-se uma alternativa à classificação de identidade taxonômica convencional (CORNELISSEN et al., 2003). Traços de espécies vegetais são aceitos de forma quase irrefutável, como eficientes indicadores da ecologia das espécies e frequentemente são usados para determinar estratégias de plantas em ecossistemas distintos ou semelhantes em todos os continentes (GRIME, 1997; WESTOBY, 1998). Através destes traços torna-se possível sintetizar uma gama de dados empíricos de áreas e ambientes aparentemente contrastantes, assim como definir com clareza as estratégias adotadas pelos vegetais, no que diz respeito a sua sobrevivência (DIAZ et al., 2004). Confirmando o raciocínio, Violle et al. (2007), reconhecem a importância dos traços das plantas como uma ferramenta eficiente para tratar questões em nível de organismos e expandi-las para todo ecossistema.

No entanto, para determinados ecossistemas do mundo ainda são desconhecidos traços coordenados ou não, que descrevam a função de diferentes partes da planta, como folhas, caule e sementes (DIAZ et al., 2004). Analisar traços na escala da planta inteira é fundamental para compreender complexas relações das estratégias, distribuição de traços e desempenho das espécies no que diz respeito à aquisição ou à manutenção de recursos (WESTOBY e WRIGHT, 2006). O estudo das relações entre os traços foliares com outros tecidos da planta pode ainda servir como base para as previsões sobre o comportamento dos *trade-offs*, ou seja, facilita a compreensão de como a variação de um único eixo implica em diversas estratégias das plantas (GRIME et al., 1997), explicando a disposição de tecidos e quantificando gastos de energia para a manutenção

dos mesmos, disposição esta que é resultado de sincronizados custos de construção de tecidos das plantas.

### 2.1.1 TRAÇO ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA

A área foliar específica (AFE) indica a eficiência da folha em capturar luz com investimento reduzido por unidade de biomassa (POORTER et al., 2009), representando a variação na capacidade de determinada espécie reagir a oportunidades de crescimento rápido (REICH et al., 1999). O *trade-off* que explica o crescimento - sobrevivência das árvores relacionado ao total de AFE - é constantemente citado na literatura (POORTER, 1999), porém, assim como outros traços, tem peculiaridades complexas relacionadas a outros fatores como, por exemplo, variações explicadas pelo número de meristemas ativos e não só pelas variações de AFE (STERCK e BONGERS, 2001).

A área foliar específica é crucial para entender a longevidade da folha, ao tempo médio de residência dos nutrientes e à adaptação da planta aos nutrientes do solo (WESTOBY, 1998). Poorter (1994) considera que esse traço deve ser estimador da taxa de retorno de investimento, ou seja, uma área foliar específica alta implica em menor tempo de retorno do investimento feito em cada grama de matéria seca na folha e, conseqüentemente, como observa Grime (1994) deve significar uma resposta flexível com relação à disposição espacial dos recursos luminosos e do solo. Já as espécies com AFE reduzida apresentam folhas com maior longevidade (REICH et al., 1997), relacionada ao requerimento de resistência estrutural extra (WRIGHT e CANNON, 2001) e à alocação de taninos, fenóis ou outros compostos de defesa (COLEY, 1988).

### 2.1.2 TRAÇO DENSIDADE DA MADEIRA

Wright et al. (2007) afirmam que a área foliar específica diminui substancialmente com o aumento da densidade de madeira, tornando-a menor e mais resistente. Essa relação pode ser explicada pelo tamanho e forma dos sistemas hidráulicos (sistema vascular) das espécies, pois folhas maiores que demandam mais seiva, raramente coexistem com madeiras densas que a conduzem com menor intensidade (COOMES et al., 2008). Em suma, espécies com madeira mais densa tendem a ter um crescimento mais lento, maior sobrevivência da planta e maior tolerância à sombra, sendo o contrário também verdadeiro (SMITH e TUMEY, 1982; LAWTON, 1984). A densidade da madeira é um importante indicador da história da vida vegetal

porque está diretamente relacionada a diversos aspectos da planta inteira, no que diz respeito à forma e função (KRAFT et al., 2010). Russo et al. (2010) demonstraram que em florestas tropicais a densidade da madeira é negativamente correlacionada com a taxa de crescimento em diâmetro das espécies.

Além disso, a densidade de madeira emergiu como um traço padrão para espécies lenhosas, porque está relacionada com a interrupção dos gastos em energia com a arquitetura da planta e estabilização da condutividade hidráulica (KING et al., 2006; CHAVE et al., 2009; ANTEN e SCHIEVING, 2010; MARKESTEIJN et al., 2011), portanto, tem forte associação com a perda ou ganho de carbono fotossintético (SANTIAGO et al., 2004). Evidências recentes indicam que a densidade da madeira tem relações com traços posicionados em toda a planta (BARALOTO et al., 2010b), sugerindo a existência de pelo menos quatro eixos definidos pelas estratégias adotadas pelas espécies, sendo eles folhas – altura – semente – tronco (DIAZ et al., 2004; JARDIM, 2006; POORTER et al., 2008).

### 2.1.3 TRAÇO ALTURA MÁXIMA

A altura máxima é um aspecto importante da ecologia das espécies vegetais (LOEHLE, 2000; WESTOBY et al., 2002). Nas plantas, o investimento em altura melhora o acesso à luz, mas incorre em custos de construção e manutenção. Os benefícios da altura da planta estão diretamente relacionados às estratégias que as espécies utilizam ao lidar com a competição por acesso à luz, podendo ser importante no sentido de aquisição do recurso, mas acarretando em custos que podem levar a morte da planta, no que Falster e Westoby (2003) definem como uma “corrida armamentista” ou um “jogo da vida”.

O principal benefício da altura é proporcionar um melhor e mais rápido acesso à luz, ou seja, plantas mais altas podem se sobrepôr às demais. Uma espécie que alcança o dossel rapidamente e eleva suas folhas acima de outras árvores já presentes na floresta terá mais vantagem na captura de luz e no seu próprio estabelecimento. Neste caso, a floresta, por sua vez, estaria aberta à invasão por espécies que crescem ligeiramente. No entanto, as discussões sobre limites para a altura fluem como se a seleção natural, inevitavelmente, conduzisse plantas para a altura máxima em determinado ambiente (RYAN e YODER, 1997). Esta discussão se torna mais complexa, pois o acréscimo em

altura depende do benefício a ser obtido, bem como dos custos ou viabilidade de alcançá-la, posto que a competição por luz é assimétrica (SCHWINNING e WEINER, 1998).

A altura da planta está associada ainda ao potencial competitivo, à capacidade de dispersão, à duração do período de crescimento, à tolerância aos estresses climáticos e nutricionais e ainda ao fato de que algumas plantas altas podem evitar com sucesso, que o fogo, por exemplo, alcance as partes verdes e o meristema na copa (CORNELISSEN et al., 2003). Espécies com as copas em diferentes alturas devem operar em diferentes intensidades luminosas, temperaturas, turbulências de vento e umidade relativa e, portanto, com diferentes custos para sustentar as folhas e transportar água a elas (GIVNISH, 1995).

A altura máxima tem sido relacionada com uma série de traços de madeira: as plantas mais altas têm vasos maiores em seus troncos, mas menos vasos no total (PRESTON et al., 2006), isso é devido ao fato destas possuírem comprimentos mais longos a serem percorridos e, portanto, de necessitarem de vasos mais largos para manter a condutividade hidráulica (COOMES et al., 2008). Os vasos maiores, no entanto, aumentam o risco de cavitação (quebra da coluna de água dentro do xilema), fazendo com que as taxas de condução de água declinem no caso dos vasos se embolizarem, levando, em casos extremos, à morte da árvore (TYREE e SPERRY, 1989).

#### 2.1.4 TRAÇO FORMA DAS SEMENTES

Thompson et al. (1993) demonstraram que sementes persistentes no solo, ou seja, aquelas que mantêm sua viabilidade no banco de sementes por longos períodos, tendem a ser pequenas, esféricas e compactas, enquanto sementes transitórias, com pouco tempo de viabilidade tendem a ser maiores, achatadas ou alongadas. Sugeriram ainda que esta estratégia deve ocorrer de forma genérica em florestas distintas da que estudaram no noroeste da Europa, incentivando ainda a aplicação do método em outros estudos relativos ao que chamaram “facilidade de sepultamento”. Outros estudos apontam que sementes menores podem vir a ter maior tempo de dormência que as maiores. Dormência e amplitude de dispersão são traços que podem suplantar o efeito

da variação do ambiente, resultando em um importante *trade-off* (VENABLE e BROWN, 1988; PHILIPPI e SEGER, 1989).

O traço forma das sementes (FS) é um indicador importante da história de vida e das estratégias adotadas pelas espécies, como no caso das espécies pioneiras de crescimento rápido que tendem a ter sementes pequenas e esféricas (MOLES et al., 2004). A FS influi de forma crucial na probabilidade da espécie dispersar-se com sucesso em ambientes com alta disponibilidade de recursos ou com baixa competição e também na capacidade de sobrevivência quando na fase de plântula (WESTOBY, 1998). Sementes menores podem ser produzidas em maior número no período reprodutivo e enterradas mais profundamente no solo, particularmente se tiverem formato próximo do esférico, o que confere elevada longevidade no banco de sementes (WESTOBY, 1998; CORNELISSEN et al., 2003). Por outro lado, as sementes maiores mostraram experimentalmente que sobrevivem melhor sob várias condições desfavoráveis, como por exemplo, em condições de seca, herbivoria e sombreamento (WESTOBY et al., 1996).

## 2.2. TAXAS DEMOGRÁFICAS

### 2.2.1 TAXAS DE MORTALIDADE E TAXAS DE CRESCIMENTO

Partindo da premissa que traços de folha, madeira, altura e semente tenham relação com crescimento e mortalidade (POORTER et al., 2008), diversos estudos tem sido realizados, relatando, entre outros, correlação positiva entre densidade da madeira e sobrevivência das espécies (PUTZ et al., 1983; LAWTON, 1984; POORTER et al., 2008; CHAVE et al., 2009) e investigando um ou mais destes traços e seus eixos de variação, confirmando as relações previstas na literatura com taxas de mortalidade e taxas de crescimento de espécies arbóreas. As taxas de crescimento tendem a se elevar com o aumento da esfericidade das sementes e diminuir com o decréscimo da AFE (THOMPSON et al., 1993; KITAJIMA, 1994; BARALOTO et al., 2005; POORTER et al., 2006), conflitantemente pode aumentar com o incremento em estatura da planta, e diminuir com o aumento da densidade de madeira (POORTER et al., 2008), representando importantes *trade-offs*.

As taxas de mortalidade diminuem com o aumento da densidade da madeira, como foi relatado nos estudos realizados por Kraft et al. (2010), em florestas tropicais.



De forma consistente com *trade-offs* já mencionados, espécies arbóreas com destaque em altura máxima geralmente têm madeira menos densa, reduzindo os riscos de deformação (THOMAS, 1996) e elevadas taxas de crescimento e mortalidade (KING et al., 2006), sendo estas correlações relatadas em diversos ecossistemas (POORTER, et al., 2008), e quando em espécies com diâmetros maiores, as taxas de crescimento tendem a diminuir porque o investimento constante de biomassa leva a um menor incremento no diâmetro total (KRAFT et al., 2010).

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. ÁREA DE ESTUDO

O trabalho foi desenvolvido na Mata de Zambana (7° 42' 47" S e 34° 59' 26" W), fragmento florestal de 387,8 ha pertencente à Usina São José/ Grupo Cavalcanti Petribú – USJ. A propriedade cobre aproximadamente 270 km<sup>2</sup> e tem seu território distribuído em seis municípios do litoral norte de Pernambuco, a saber: Igarassu, Goiana, Itaquitinga, Itapissuma, Abreu e Lima e Araçoiaba. A usina possui 106 remanescentes de floresta maduras, rodeados por cana-de-açúcar, correspondendo a 76,95 km<sup>2</sup>, sendo que 40,4% destes fragmentos têm áreas com tamanhos inferiores a 10 ha (TRINDADE et al., 2008), todos inseridos em domínio de Floresta Ombrófila Densa (IBGE, 1992).

O fragmento selecionado (Mata de Zambana) é o maior fragmento dos 106 da Usina São José. Considerando a heterogeneidade ambiental típica das florestas tropicais, foi possível identificar três principais condições ambientais (ambiente de borda, intermediário e interior) no fragmento que, de um modo geral, se repetem em outros fragmentos na região com mais de 300 hectares e que representam a maior parte dos ambientes desses fragmentos (SILVA, 2010).

O clima local é quente e úmido com verão seco, enquadrando-se na classificação As' do sistema de Köppen. A temperatura média anual na região é de 24,9°C e a precipitação média anual de 1687 mm, distribuídos em uma estação seca no verão e uma estação chuvosa nos meses de março a agosto (dados da Estação Meteorológica da usina São José/ Posto Piedade). No relevo, predominam morros com encostas laterais de declividades superiores a 30%, além de planícies aluviais (CPRH, 2003). A região

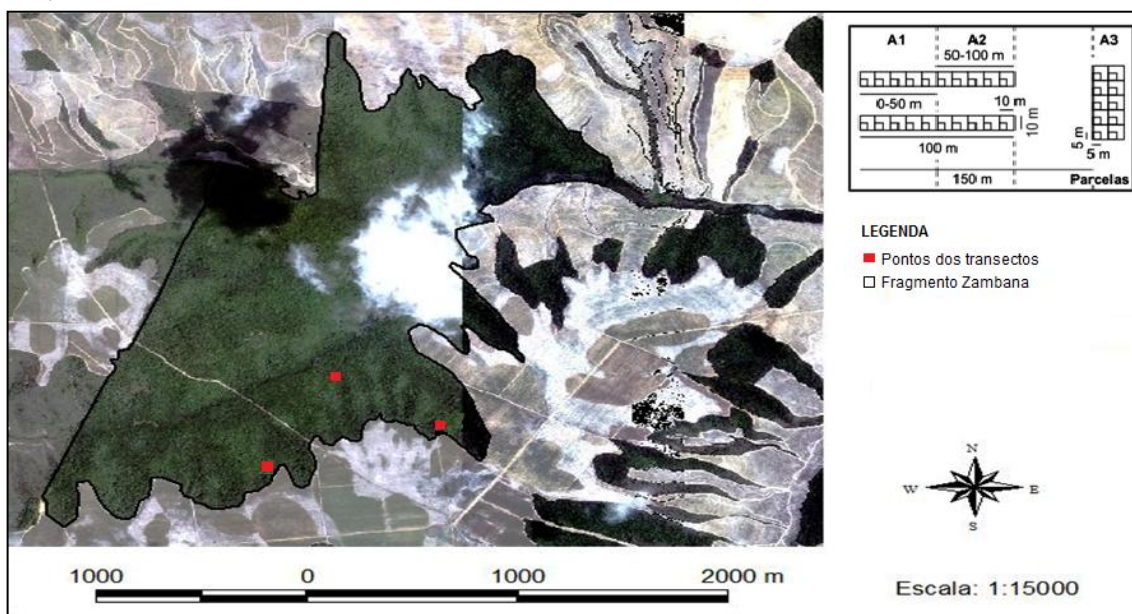
caracteriza-se por rochas cristalinas sobre as quais se seguem rochas sedimentares da Formação Paraíba, datadas do Cretáceo-Terciário, recobertas por sedimentos cenozoicos do Grupo Barreiras e sedimentos recentes de várias origens (BARBOSA et al., 2003).

### 3.2. DESENHO AMOSTRAL E CRITÉRIOS

No primeiro semestre de 2005, Lins-e-Silva (2010) realizou o primeiro levantamento na Mata de Zambana onde foram instalados dois transectos de  $10 \times 100$  m, perpendiculares à borda da mata, e outro de  $20 \times 50$  m, distante 280 m do limite florestal do fragmento, todos subdivididos em parcelas de  $10 \times 10$  m, totalizando uma área  $3000 \text{ m}^2$  (Figura 1). Nas parcelas foram medidos e etiquetados os indivíduos vivos com circunferência do tronco a altura de 1,30 m do solo (CAP)  $> 15,0$  cm, agora em diante chamados dossel. Para as medidas de CAP, utilizou-se fita métrica, enquanto as estimativas das alturas foram feitas com auxílio de hastes intercambiáveis. Em subparcelas de  $5 \times 5$  m alocadas dentro destas maiores, foram medidos de todos os indivíduos, a circunferência do tronco a altura de 1,30 m do solo (CAP)  $< 15,0$  cm e circunferência do caule ao nível do solo maior que 3 cm, o chamado sub-bosque lenhoso.

No primeiro semestre de 2008, Silva (2010) fez um segundo levantamento, utilizando o mesmo método. Já no segundo semestre de 2011 realizamos um terceiro levantamento, no qual foi empregado o mesmo método.

**Figura 1-** Mapa da Mata de Zambana com o desenho esquemático das parcelas implantadas em ambiente de borda, intermediário e interior na Usina São José, Igarassu, PE.



Fonte: banco de dados do Projeto Fragmentos

### 3.3. TRAÇOS

Seguindo a metodologia proposta em protocolo por Cornelissen et al., (2003), 47 espécies foram selecionadas por apresentarem taxas de mortalidade e crescimento, sendo estimados os seguintes traços em 2011: área foliar específica (AFE), que é obtida através da relação entre a área foliar e a massa seca da folha ( $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$ ); densidade básica da madeira (DBM), estimada a partir da relação entre massa seca e volume úmido em  $\text{g}.\text{cm}^{-3}$ , Altura máxima (Hmax) obtida a partir da média da altura em metros de dez indivíduos amostrados para cada espécie; e forma das sementes (FS) estimada a partir da variância entre largura, espessura e comprimento das sementes (sem unidade).

A área foliar específica (AFE) foi calculada a partir de folhas jovens com crescimento concluído e não danificadas (ataque de patógenos ou herbívoros) de ramos expostos à luz solar e fotossinteticamente mais produtivos. Folhas de espécies que se desenvolvem sempre na sombra foram coletadas das partes menos obscuras. Foram coletadas 20 folhas por espécie, sendo o máximo de cinco por indivíduo. Como a AFE pode variar durante o dia, então as coletas ocorreram pelo menos entre duas a três horas após o nascer do sol e três a quatro horas antes de anoitecer. As amostras foram envolvidas em papel úmido e colocadas em sacos plásticos fechados em recipientes

resfriados, de modo que mantiveram o teor de umidade. Algumas amostras passaram por um processo de reidratação em água deionizada em completa escuridão por períodos de até seis horas para evitar a subestimação da AFE. As folhas amostradas foram escaneadas e as respectivas áreas foram medidas com auxílio do programa Image Pro Plus 4.5 (licença demo). Folhas recurvadas ou grandes foram subdivididas em pedaços menores para facilitar o processo de medição e posteriormente somaram-se os valores das partes. Em seguida, o material foi levado à estufa regulada a 60°C durante 72 h, para posterior medição de massa seca. A AFE é o resultado da divisão da área foliar pela massa seca das folhas.

Para o cálculo da densidade básica de madeira (DBM), foram coletadas cinco seções com aproximadamente 10 cm extraídas dos fustes de cinco indivíduos por espécie amostrada. As amostras foram extraídas de indivíduos saudáveis, com folhagem exposta à luz solar, a 1,3 m acima da superfície do solo com auxílio do trado de Pressler. O material coletado foi armazenado em sacos plásticos selados e mantido refrigerado até a medição. O volume de madeira fresca foi determinado pelo método de deslocamento de água, em seguida as amostras foram secas em estufa a 60°C, durante 72 h e pesadas. A densidade básica da madeira foi estimada através do resultado da divisão da massa seca da madeira pelo seu volume saturado (TRUGILHO et al., 1990).

A altura máxima (Hmax) foi estimada a partir de plantas adultas saudáveis que têm sua folhagem exposta à luz solar. Por ser um parâmetro consideravelmente variável, as medições foram tomadas a partir da média da altura das 10 árvores mais altas amostradas. A altura foi considerada como a distância entre o tecido fotossintético mais alto nas copas das árvores e o solo (CORNELISSEN et al., 2003).

As sementes foram mensuradas com auxílio de paquímetro digital. A forma das sementes (FS) foi estimada de acordo com os métodos de Thompson et al., (1993). FS foi obtida a partir da variância entre o comprimento, largura e espessura de cada semente, antes, porém, cada um desses números foi dividido pelo maior dos valores gerando um índice. Os valores podem variar de 0 – 1 (zero a um), sendo sem unidades matemáticas. FS com valores próximos de zero representam formas quase esféricas, valores próximos a um são obtidos de sementes alongadas, cilíndricas ou achatadas. Somente as partes pertencentes à semente foram consideradas para efeito de cálculos, desprezando outras estruturas pertencentes ao fruto, exceto nos casos em que forem

inseparáveis. Incluíram-se nas medidas o tegumento, embrião e endosperma, sendo as estruturas de dispersão removidas. Foram selecionados cinco indivíduos por espécie, sendo cinco sementes viáveis de cada indivíduo. As espécies que não frutificaram na época de coleta, tiveram suas sementes mensuradas em material proveniente de herbário. De acordo com Cornelissen et al. (2003), com o intuito de minimizar a variância foram descartadas as sementes excepcionalmente grandes ou pequenas. As sementes, após a coleta, foram armazenadas em sacos plásticos fechados, sendo a medição executada no mesmo dia.

### 3.4. TAXAS DEMOGRÁFICAS

Com base nos levantamentos de 2005, 2008 e 2011 foram calculados o recrutamento (indivíduos que atingiram os parâmetros de inclusão), mortalidade e crescimento em área basal das espécies.

As taxas de mortalidade (MR), que expressam a porcentagem de indivíduos mortos a cada ano, foram obtidas segundo propuseram Lieberman e Lieberman (1987):

$$MR = \ln (N0/N1)/t$$

Onde:

$N0$  = número de indivíduos no primeiro inventário;

$N1$  = número de indivíduos sobreviventes  $t$  anos depois.

As taxas de crescimento (IPA), que expressam o incremento periódico anual em área basal, foram obtidas utilizando as equações algébricas propostas por Sheil e May (1996):

$$IPA = (G2 - G1)/t$$

Onde:

$G2$  = Área basal de cada indivíduo vivo na segunda medição;

$G1$  = Área basal de cada indivíduo vivo na primeira medição;

$t$  = número total de anos monitorados.

### 3.5. ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Iniciamos a análise dos dados com: correlação e a análise de regressão a fim de obter diferentes *insights* que facilitaram a interpretação das informações obtidas. As correlações de Pearson foram utilizadas para avaliar as relações interespecíficas entre traços e taxas demográficas, conseguinte, utilizaram-se regressões múltiplas para identificar o quanto os traços determinam as variações das taxas demográficas.

A normalidade das variáveis (traços e taxas demográficas) foi testada através do teste Kolmogorov-Smirnov, os dados com distribuição normal foram analisados através do Coeficiente de Correlação de Pearson. A taxa de mortalidade não apresentou distribuição normal e foi submetida à transformação logarítmica (POORTER et al., 2008; MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2010) e, em seguida, submetida a análise do Coeficiente de Correlação de Pearson aos níveis de significância de 0,05 e 0,01 (POORTER et al., 2008). Os testes foram realizados com o auxílio do programa Bioestat 2.0 (AYRES et al., 2000).

Executamos a Análise Fatorial, utilizando o coeficiente de correlação linear como medida de associação entre cada par de variáveis. Com esta técnica multivariada se objetivou reduzir o conjunto original de variáveis e, conseqüentemente a dimensionalidade dos dados em um menor número de combinações lineares, que explicaram a maior variabilidade dos dados originais, aumentando a sua estrutura de correlação. Para tal, utilizou-se como método de extração das cargas fatoriais a análise de componentes principais - ACP (MINGOTI, 2005; MANLY, 2008).

A escolha do número de fatores na análise consistiu na sintetização da variância acumulada em torno de 70%. Para a interpretação dos fatores, em termos de simplificação da estrutura de dados, utilizou-se uma rotação ortogonal nos eixos coordenados do tipo varimax. Os escores fatoriais foram obtidos usando-se o método da regressão, como uma combinação linear dos fatores que sofreram a rotação e das medições padronizadas, conforme Manly (1997).

Realizada a detecção dos componentes mais importantes da variância com base nos escores estabelecidos pela análise fatorial, foi realizada a análise de agrupamentos hierárquica, visando a separação ou a classificação das espécies selecionadas em grupos

ou em número específico de subgrupos (clusters) mutuamente exclusivos, de modo que os subgrupos formados obtivessem características de grande similaridade interna e grande dissimilaridade externa (MOORI, 2002). Para a delimitação dos grupos em um dendrograma com suas respectivas distâncias euclidianas, foi utilizado o método de Ward, como descrito por Souza et al. (1997).

A análise discriminante foi aplicada na verificação da pertinência dos grupos formados pela análise de agrupamento por meio da função discriminante de Fisher sendo determinada de acordo com Hair et al. (2009).

A análise dos dados foi realizada com auxílio dos softwares Mata Nativa 3.0 (CIENITEC, 2011), Microsoft Excel 2007 versão para Windows 7 e SPSS versão 13.0.

#### 4. RESULTADOS

Das 86 espécies identificadas na Mata de Zambana em 2011, 47 foram selecionadas por apresentarem taxas de mortalidade e crescimento, condição para coleta dos traços, permitindo assim a realização das análises propostas neste trabalho. As espécies supracitadas ocorrem em 29 famílias, 39 gêneros e representam 92% da área basal amostrada (Tabela 1).

##### 4.1. TRAÇOS

A AFE variou de 57,69 a 240,25  $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$  para *Schoepfia brasiliensis* e *Inga thibaudiana*, respectivamente (Tabela 1). A distribuição destas espécies em função de classes de AFE revelou que a maior parte (57%) está concentrada na segunda classe (75,01-150,00  $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ) enquanto apenas 3% ocorreram na quarta e última classe, com AFE superior a 225,00  $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$  (Tabela 2A).

A DBM oscilou entre 0,256 a 0,843  $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$  para *Cecropia pachystachya* e *Ocotea glomerata*, respectivamente (Tabela 1). Quando distribuídas em função de classes de DBM, as espécies, em sua maioria (74%), se posicionaram na terceira classe (0,500-0,750  $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ ) enquanto apenas 9% das espécies se apresentaram com DBM inferior a 0,501  $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$  (*Cecropia pachystachya*, *Plathymenia reticulata*, *Tapirira guianensis* e *Scheffera morototoni*) (Tabela 2B).

A altura máxima variou entre 1,21 a 23,82 m para as espécies *Xylopia frutescens* e *Schefflera morototoni*, respectivamente (Tabela 1). Semelhantemente ao procedimento com as demais análises, as espécies com alturas estimadas foram distribuídas em função de classes de Hmax, onde 45% destas estão concentradas na classe de intervalo 0,00-6,25 m (Tabela 2C) e apenas 8% apresentaram altura superior a 18,75 m (*Eschweilera ovata*, *Pera ferruginea*, *Tapirira guianensis* e *Schefflera morototoni*).

A FS se mostrou com valores posicionados entre de 0,0088 a 0,2812, para *Rapanea guianensis* e *Alseis pickelii*, respectivamente (Tabela 1). A distribuição destas espécies em função de classes de FS revelou que a maior parte (52%) está concentrada nas classes de intervalo 0,0751-0,1500 (Tabela 2D), enquanto que apenas 4% se apresentaram com FS na quarta classe, superior a 0,2250 (*Himatanthus phagedaenicus* e *Alseis pickelii*).

#### 4.2. TAXAS DEMOGRÁFICAS

No período de seis anos, compreendido entre 2005 e 2011, a taxa de mortalidade para a maioria das espécies (80%) se apresentou com valores inferiores a 7%.ano<sup>-1</sup>. Das 47 espécies analisadas, *Myrcia guianensis*, *Guapira nitida* e *Eschweilera ovata* tiveram os menores valores de MR (0,40; 0,51 e 0,69% ao ano, respectivamente). *Vismia guianensis*, *Xylopia frutescens* e *Miconia ciliata* foram as espécies com maiores valores de MR (11,86; 11,89 e 11,91% ao ano, respectivamente), como mostra a Tabela 1.

A taxa de incremento periódico anual em área basal (IPA), para as 47 espécies avaliadas, foi estimada em 79,5 cm.ha.ano<sup>-1</sup>, variando entre 0,045 e 7,849 cm.ha.ano<sup>-1</sup>. *Xylopia frutescens*, *Miconia ciliata* e *Pera ferruginea* apresentaram os menores valores (0,045; 0,048 e 0,056 cm.ha.ano<sup>-1</sup> respectivamente). *Ocotea glomerata*, *Ouratea castanaeifolia* e *Cecropia pachystachya* apresentaram os maiores valores (6,891; 7,002 e 7,849 respectivamente) como mostra a Tabela 1. Um total de 85% das espécies não atingiu um crescimento superior a três cm.ha.ano<sup>-1</sup>.



#### 4.3. CORRELAÇÕES ENTRE TRAÇOS E TAXAS DEMOGRÁFICAS

Das 14 correlações específicas analisadas, três: DBM x AFE, IPA x FS e IPA x MR, apresentaram valores significativos, sendo  $r = -0,30$ ;  $0,25$  e  $-0,29$  respectivamente (Figura 2I, 2H, Tabela 3) e uma MR x Hmax altamente significativa, com  $r = -0,38$  (Figura 2C, Tabela 3). Destacamos as correlações negativas, embora não significativas, entre DBM x AFE, DBM X FS, DBM x MR, Hmax x MR e IPA x MR, por confirmarem nossas previsões e apresentarem valores de  $r$  acima de  $0,20$ .

#### 4.4. ANÁLISES DE REGRESSÃO ENTRE TRAÇOS E TAXAS DEMOGRÁFICAS

A análise individual de cada traço nas taxas revelou que a densidade básica da madeira e a Hmax explicaram 49% e 15% da variação em MR, respectivamente. AFE e a FS foram responsáveis por apenas 2% cada. Quando a influência de todos os traços foi sobreposta, ou seja, quando a influência de todos os traços foi considerada, o modelo explicou 34% da variação. A colinearidade dos dados e a ausência de homoscedasticidade entre estes, influenciou a diminuição do coeficiente de determinação. A DBM se mostrou como importante preditor de MR para as espécies da Mata de Zambana nas análises de regressão (Tabela 4).

A influência dos traços nas taxas de crescimento, quando observadas por meio de análise de regressão múltipla, relevou valores baixos. Os traços DBM, Hmax, AFE e FS quando analisados individualmente influenciaram respectivamente 2%, 2%, 2% e 6% na determinação do IPA. Ao sobrepor a influência dos traços nas taxas de crescimento em área basal (IPA), o modelo explicou somente 20% ( $r^2 = 0,20$ ) da variação de IPA (Tabela 4). Mais uma vez, a colinearidade e a ausência de homoscedasticidade dos dados não nos permite concluir que os traços são bons preditores de IPA quando estudados através da análise de regressão.

**Tabela 1** – Famílias e espécies para o dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE, no intervalo da amostragem 2005 - 2011 com valores respectivos de área foliar específica (AFE), densidade básica da madeira (DBM), altura máxima (Hmax), forma de sementes (FS), taxa de mortalidade (MR) e taxa de crescimento (IPA).

<b>Família / Espécie</b>	<b>AFE (cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>)</b>	<b>DBM (g.cm<sup>-3</sup>)</b>	<b>Hmax (m)</b>	<b>FS</b>	<b>MR (%.ano<sup>-1</sup>)</b>	<b>IPA (cm.ha.ano<sup>-1</sup>)</b>
<b>Anacardiaceae</b>						
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	135,48	0,4400	22,30	0,0475	0,0274	0,2164
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	150,46	0,5582	14,50	0,0705	0,0118	0,9044
<b>Annonaceae</b>						
<i>Guatteria schomburgkiana</i> Mart.	160,79	0,6760	11,00	0,0422	0,0304	1,3439
<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.	149,89	0,5644	1,21	0,0592	0,1189	0,0453
<b>Apocynaceae</b>						
<i>Himatanthus phagedaenicus</i> (Mart.) Woodson	66,07	0,5148	12,80	0,2252	0,0074	0,4649
<i>Tabernaemontana flavicans</i> Willd. ex Roem. & Schult.	117,30	0,5017	2,15	0,1284	0,1180	1,2096
<b>Araliaceae</b>						
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerl. & Frodin	211,85	0,5004	23,82	0,1344	0,0260	1,3682
<b>Boraginaceae</b>						
<i>Cordia superba</i> Cham.	86,76	0,5951	10,40	0,0614	0,0101	1,9922
<b>Burseraceae</b>						
<i>Protium heptaphyllum</i> Marchand	114,24	0,6507	11,20	0,0590	0,0196	1,2694
<b>Cecropiaceae</b>						
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	221,95	0,2556	4,55	0,1184	0,1160	6,8914
<b>Celastraceae</b>						
<i>Maytenus distichophylla</i> Mart. ex Reissek	117,76	0,7544	2,81	0,1238	0,0145	1,0006
<i>Maytenus obtusifolia</i> Mart.	77,62	0,7683	6,64	0,0987	0,0128	1,3442
<b>Chrysobalanaceae</b>						
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	86,59	0,8254	5,38	0,1278	0,0334	0,6858
<b>Clusiaceae</b>						
<i>Clusia nemorosa</i> G.Mey.	71,10	0,6393	17,40	0,0908	0,0223	5,7086
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	119,59	0,6207	1,49	0,1261	0,1186	1,2732

Tabela 1 – continuação...

<b>Família / Espécie</b>	<b>AFE (cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>)</b>	<b>DBM (g.cm<sup>-3</sup>)</b>	<b>Hmax (m)</b>	<b>FS</b>	<b>MR (%.ano<sup>-1</sup>)</b>	<b>IPA (cm.ha.ano<sup>-1</sup>)</b>
<b>Clusiaceae</b>						
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	195,97	0,7370	16,20	0,1087	0,0096	2,0155
<b>Fabaceae</b>						
<i>Abarema cochliacarpus</i> (Gomes) Barneby & J.W.Grimes	146,55	0,6416	11,70	0,0926	0,0402	0,5952
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	142,66	0,6934	18,10	0,1553	0,0176	2,0690
<i>Inga cayennensis</i> Sagot ex Benth.	123,61	0,5917	2,90	0,1468	0,0229	1,2454
<i>Inga thibaudiana</i> DC.	240,25	0,6175	7,80	0,1291	0,0230	0,9177
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	138,41	0,2945	7,84	0,2089	0,0159	0,8855
<b>Humiriaceae</b>						
<i>Sacoglottis mattogrossensis</i> Malme	79,19	0,8013	11,90	0,0876	0,0239	2,2362
<b>Lauraceae</b>						
<i>Ocotea gardneri</i> Mez	61,04	0,6335	6,18	0,0997	0,1170	1,6552
<i>Ocotea glomerata</i> (Nees) Mez	63,49	0,8431	5,66	0,1431	0,0257	7,8486
<b>Lecythidaceae</b>						
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Miers.	115,93	0,7491	19,16	0,1209	0,0069	3,2908
<b>Malpighiaceae</b>						
<i>Byrsonima sericea</i> A. DC.	91,48	0,6168	16,90	0,1003	0,0372	0,7812
<b>Melastomataceae</b>						
<i>Miconia ciliata</i> (Rich.) DC.	174,07	0,6021	1,64	0,0151	0,1191	0,0477
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	102,86	0,7074	2,53	0,0608	0,0676	0,4987
<i>Henriettea succosa</i> (Aubl.) DC.	136,67	0,6978	14,70	0,1057	0,0517	0,9072
<b>Meliaceae</b>						
<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	90,58	0,5812	2,00	0,0534	0,0240	1,1419
<b>Moraceae</b>						
<i>Brosimum guianense</i> Huber ex Ducke	156,99	0,7440	5,44	0,0540	0,0346	0,7063
<b>Myrtaceae</b>						
<i>Calyptranthes brasiliensis</i> Spreng.	73,58	0,6538	9,80	0,0368	0,0437	3,9246
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	118,14	0,7685	5,50	0,0442	0,0040	0,8147

Tabela 1 – continuação...

<b>Família / Espécie</b>	<b>AFE (cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>)</b>	<b>DBM (g.cm<sup>-3</sup>)</b>	<b>Hmax (m)</b>	<b>FS</b>	<b>MR (%.ano<sup>-1</sup>)</b>	<b>IPA (cm.ha.ano<sup>-1</sup>)</b>
<b>Myrtaceae</b>						
<i>Myrcia racemosa</i> Kiaersk.	182,69	0,7032	1,59	0,0195	0,1165	0,3865
<i>Myrcia sylvatica</i> DC.	140,69	0,8388	4,95	0,0971	0,0379	2,2791
<b>Nyctaginaceae</b>						
<i>Guapira nitida</i> (Mart.) Lundell	112,40	0,5446	9,95	0,0780	0,0051	0,8006
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	217,96	0,6253	6,12	0,1351	0,0215	0,4253
<b>Ochnaceae</b>						
<i>Ouratea castaneifolia</i> Engl.	67,24	0,6479	3,18	0,0775	0,0233	7,0028
<b>Olacaceae</b>						
<i>Schoepfia brasiliensis</i> A. DC.	57,69	0,6490	5,10	0,0786	0,0200	0,6649
<b>Peraceae</b>						
<i>Pera ferruginea</i> Müll. Arg.	102,00	0,6976	21,10	0,1112	0,0209	0,0562
<b>Polygonaceae</b>						
<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	97,27	0,8387	16,60	0,0373	0,0111	1,3912
<b>Primulaceae</b>						
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	69,95	0,6827	9,63	0,0088	0,1175	0,6844
<b>Rubiaceae</b>						
<i>Alseis pickelii</i> Pilg. & Schmale	187,54	0,6320	7,50	0,2812	0,0318	4,2335
<b>Salicaceae</b>						
<i>Casearia javitensis</i> Humb., Bonpl. & Kunth	91,82	0,6784	7,30	0,0520	0,1155	0,1220
<b>Sapindaceae</b>						
<i>Cupania racemosa</i> (Vell.) Radlk.	168,91	0,7447	10,00	0,0452	0,0071	1,7232
<b>Sapotaceae</b>						
<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni	81,53	0,7171	3,46	0,0707	0,0080	0,7970

Sistema de Classificação: APG II

**Tabela 2** – Distribuição percentual das 47 espécies em classes de área foliar específica (AFE), densidade básica da madeira (DBM), altura máxima (Hmax) e forma de sementes (FS) com valores estimados no intervalo de amostragem compreendido entre 2005 - 2011 no dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, PE.

A		B	
Espécies		Espécies	
Classes AFE (cm <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup> )	2005 – 2011 (%)	Classes DBM (g.cm <sup>-3</sup> )	2005 – 2011 (%)
0,00 – 75,00	17	0,000 – 0,250	0
75,01 – 150,00	57	0,251 – 0,500	9
150,01 – 225,00	23	0,501 – 0,750	74
225,01 – 300,00	3	0,751 – 1,000	17

C		D	
Espécies		Espécies	
Classes Hmax (m)	2005 – 2011 (%)	Classes FS	2005 – 2011 (%)
0,00 – 6,25	45	0,0000 – 0,0750	40
6,26 – 12,50	30	0,0751 – 0,1500	52
12,51 – 18,75	17	0,1501 – 0,2250	4
18,76 – 25,00	8	0,2251 – 0,3000	4

**Tabela 3** – Coeficientes de Correlação de Pearson entre traços [área foliar específica (AFE), densidade da madeira (DBM), altura máxima (Hmax) e forma de sementes (FS)] e taxas demográficas [taxa de mortalidade (MR) e taxa de crescimento (IPA)] no dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE. Nível de significância: \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; n.s  $P > 0.05$ .

Variáveis	DBM		Hmax		AFE		FS		MR		IPA	
	R	P	R	P	r	P	r	P	r	P	r	P
<b>DBM</b>	1,00	-	-0,02	n.s	-0,30	*	-0,24	n.s	-0,22	n.s	0,13	n.s
<b>Hmax</b>			1,00	-	0,04	n.s	0,10	n.s	-0,38	**	0,14	n.s
<b>AFE</b>					1,00	-	0,14	n.s	0,15	n.s	-0,15	n.s
<b>FS</b>							1,00	-	-0,15	n.s	0,25	*
<b>MR</b>									1,00	-	-0,29	*
<b>IPA</b>											1,00	-

\*  $0,10 < R < 0,29$  = Correlação pequena ou fraca. \*  $0,30 < R < 0,49$  = Correlação média ou moderada (COHEN, 1998).

**Tabela 4** – Análise de regressão múltipla entre traços [área foliar específica (AFE), densidade da madeira (DBM), altura máxima (Hmax) e forma de sementes (FS)] e taxas demográficas [taxa de mortalidade (MR) e taxa de crescimento (IPA)] no dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE. Nível de significância: \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; n.s  $P > 0.05$ .

Variáveis	MR			IPA		
	B	r <sup>2</sup>	P	B	r <sup>2</sup>	P
<b>DBM</b>	-0,22	0,49	**	0,13	0,02	**
<b>Hmax</b>	-0,38	0,15	n.s	0,14	0,02	**
<b>AFE</b>	0,15	0,02	**	-0,15	0,02	**
<b>FS</b>	-0,15	0,02	**	0,25	0,06	*
<b>Modelo múltiplo</b>		0,34	**		0,20	**

**Figura 2** – Gráficos de dispersão para os Coeficientes de Correlação de Pearson entre traços [área foliar específica (AFE), densidade da madeira (DBM), altura máxima (Hmax) e forma de sementes (FS)] e taxas demográficas [taxa de mortalidade (MR) e taxa de crescimento (IPA)] no dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE. Nível de significância: \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; n.s  $P > 0.05$ .

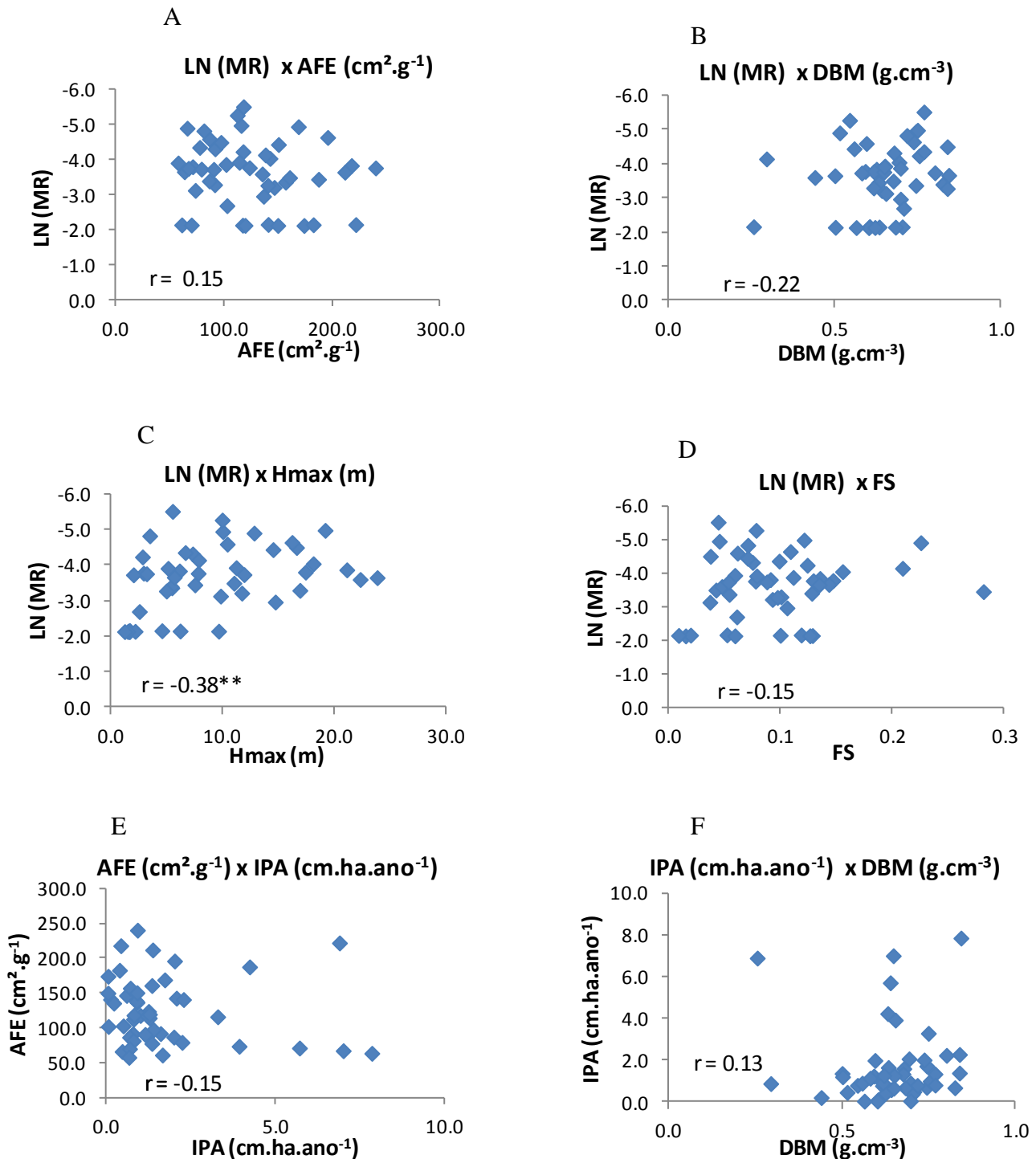


Figura 2 – continuação...

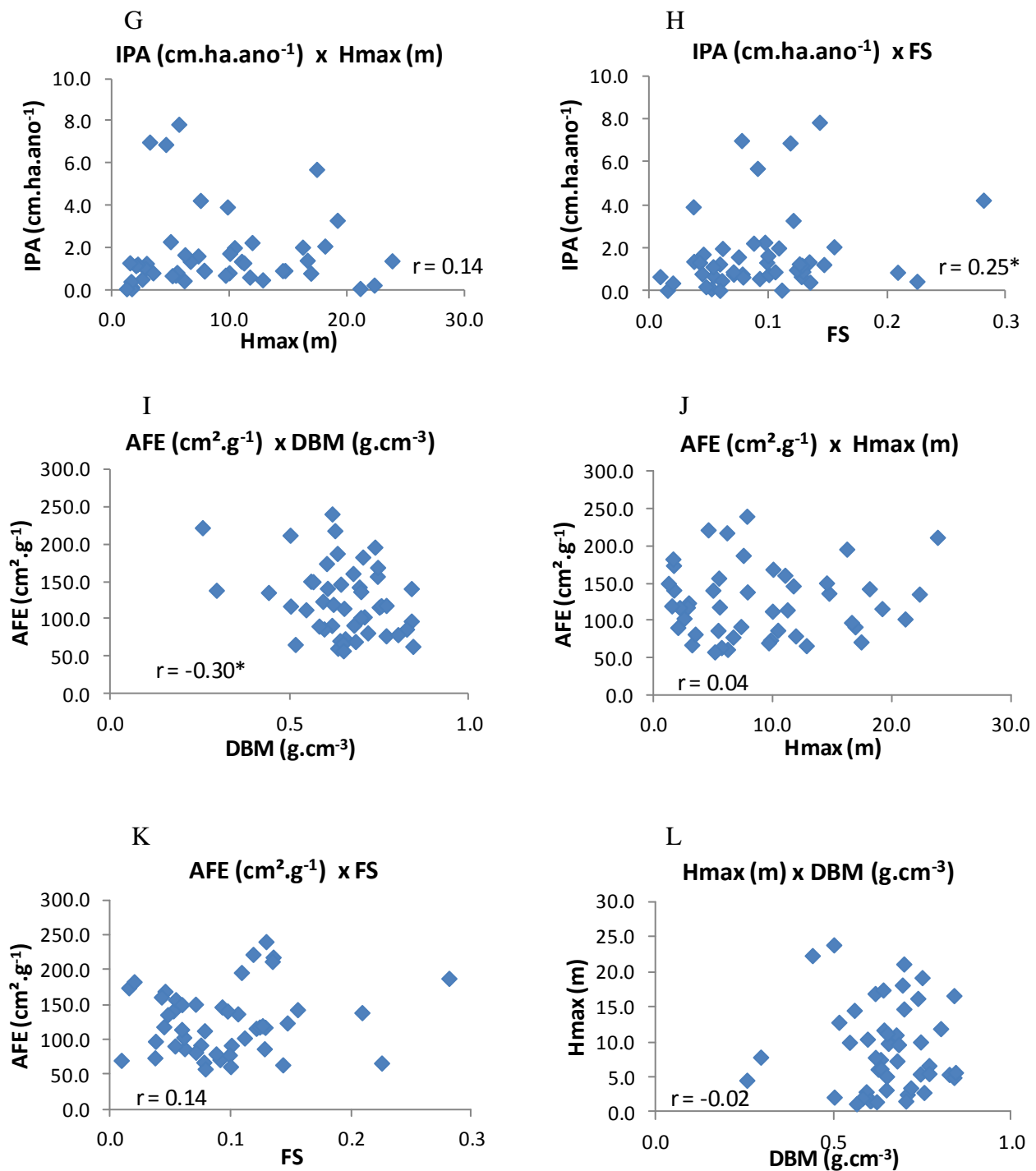
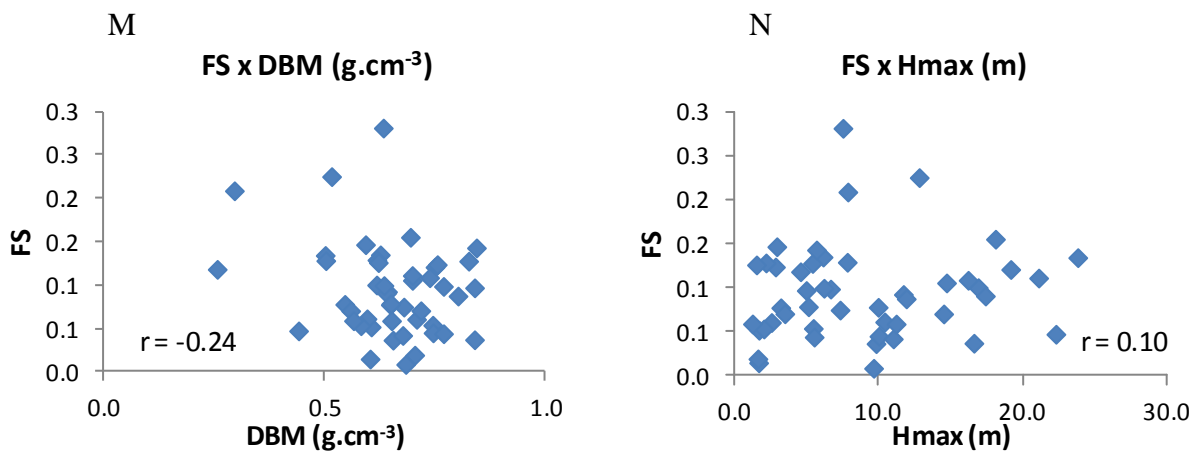




Figura 2 – continuação...



#### 4.5. GRUPOS FUNCIONAIS

Para a identificação de possíveis grupos funcionais, realizamos a Análise Fatorial dos dados, a qual detecta as cargas fatoriais de cada variável através da rotação ortogonal varimax. O modelo fatorial ajustado foi validado, pois teve 70,44% da variabilidade total explicada pelos três fatores compostos por traços e taxas. A associação entre as cargas fatoriais e as variáveis (traços e taxas) tiveram valores acima de 0,65, não sendo necessário o descarte de medidas (Tabela 5). Observou-se ainda que as variáveis MR e Hmax, foram melhores rotacionadas ortogonalmente pelo método varimax e se encontram no primeiro fator com 26,98% da variância explicada. As variáveis AFE e DBM se posicionaram no segundo fator com 24,73% da variância explicada. O terceiro fator foi composto pelas variáveis IPA e FS que explicaram em 18,73% da variação (Tabela 5).

Através da análise discriminante, verificamos a pertinência dos fatores sugeridos pela análise fatorial, a qual ordena as espécies mais próximas funcionalmente em relação às variáveis estudadas. Os resultados indicaram que DBM e FS foram traços que se distribuíram de modo que não foi possível discriminar os prováveis grupos, pois quando estes traços foram adicionados à análise, os grupos não apresentaram pertinência satisfatória. Na Figura 2 pode-se observar que a dispersão dos *outliers* nas relações que envolvem DBM e FS, diminuem

drasticamente os valores de  $r$ , o que nos faz atentar para espécies que não apresentam comportamento esperado, alterando consideravelmente os coeficientes de correlação e dificultando a pertinência satisfatória dos grupos formados com a inclusão de DBM e FS.

Após a retirada destes traços da análise, a pertinência (Tabela 6) foi confirmada para as variáveis restantes (MR, IPA, AFE e Hmax). Foram formados então quatro grupos bem definidos, com 100% da classificação pertinente, conforme a análise de discriminantes, ou seja, as espécies que compõem cada grupo são distintas funcionalmente das espécies que formam os demais grupos (Tabela 6). Para melhorar a visualização dos grupos, atribuímos nomenclaturas aos valores dos coeficientes das funções discriminantes, sendo a = valor alto; m = valor moderado; b = valor baixo; i = valor ínfimo (Tabela 7).

A interpretação visual da análise de Agrupamento (Figura 3) cuja matriz continha as variáveis MR, IPA, AFE e Hmax por espécie, confirmou a Análise Discriminante. Os quatro grupos formados nesta análise estão demonstradas no dendrograma gerado pelo método de Ward ilustrando a distância euclidiana entre os grupos (Figura 3) e na Análise de Componentes Principais (Figura 4). Os grupos formados foram: Grupo 1 – Espécies com altos valores de Hmax e AFE, valores baixos de IPA e valores ínfimos de MR; Grupo 2 – Espécies com valores ínfimos de Hmax, AFE e IPA, associados a altas taxas de MR; Grupo 3 – Espécies com valores baixos de Hmax, valores intermediários de AFE e MR, associados a altas taxas de IPA; Grupo 4 – Espécies com baixos valores de AFE e MR, associados a valores intermediários de Hmax e IPA (Figura 3, Tabelas 7 e 8).

**Tabela 5** – Matriz de cargas fatoriais, comunalidades e variâncias específicas dos traços e taxas demográficas, obtidas na rotação varimax das espécies do dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE.

Variáveis	Fator			Comunalidades	Variância específica
	1	2	3		
<b>DBM</b>	0,16	<b>-0,78</b>	-0,17	0,66	0,67
<b>Hmax</b>	<b>0,84</b>	0,11	-0,06	0,71	0,71
<b>AFE</b>	0,03	<b>0,77</b>	-0,17	0,62	0,39
<b>FS</b>	0,29	0,40	<b>0,66</b>	0,68	1,12
<b>MORTE</b>	<b>-0,83</b>	0,25	-0,16	0,78	1,62
<b>IPA</b>	-0,07	-0,18	<b>0,85</b>	0,76	1,48
<b>(%) Variância explicada</b>	26.98	24.73	18.73	--	--

DBM = densidade básica da madeira; Hmax = altura máxima; AFE = área foliar específica; FS = forma de sementes; MR = taxa de mortalidade; IPA = incremento periódico anual.

**Tabela 6** – Pertinência da classificação dos grupos funcionais formados por meio de Análise Discriminante das plantas do dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE.

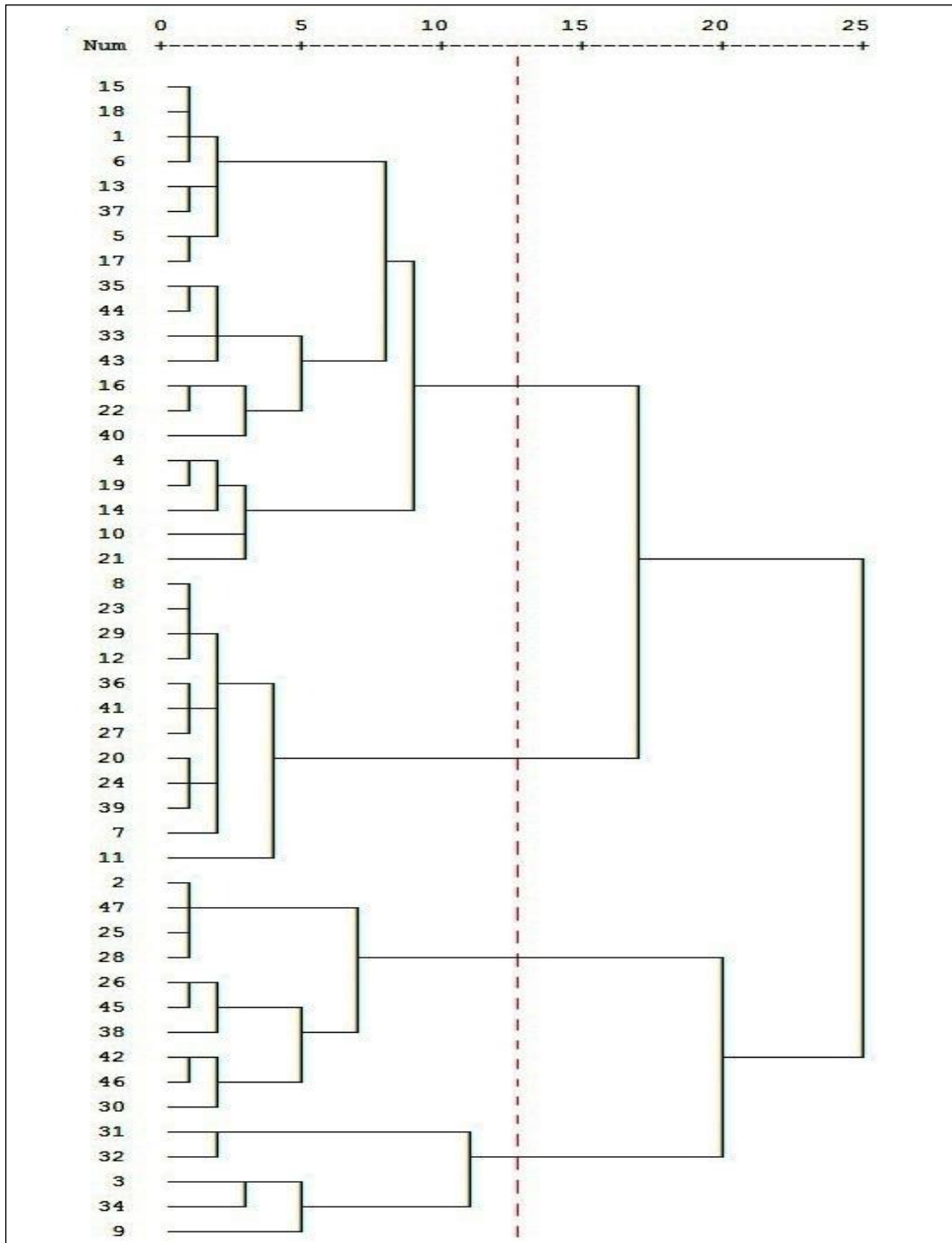
	Método de Ward	Predição de membros por grupo				Total
		1	2	3	4	
<b>Estimação original</b> (% estimação)	1	20(100)	0	0	0	20 (100)
	2	0	10(100)	0	0	10 (100)
	3	0	0	5(100)	0	5 (100)
	4	0	0	0	12(100)	12 (100)

**Tabela 7** – Funções discriminantes dos quatro grupos funcionais nas plantas no dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE.

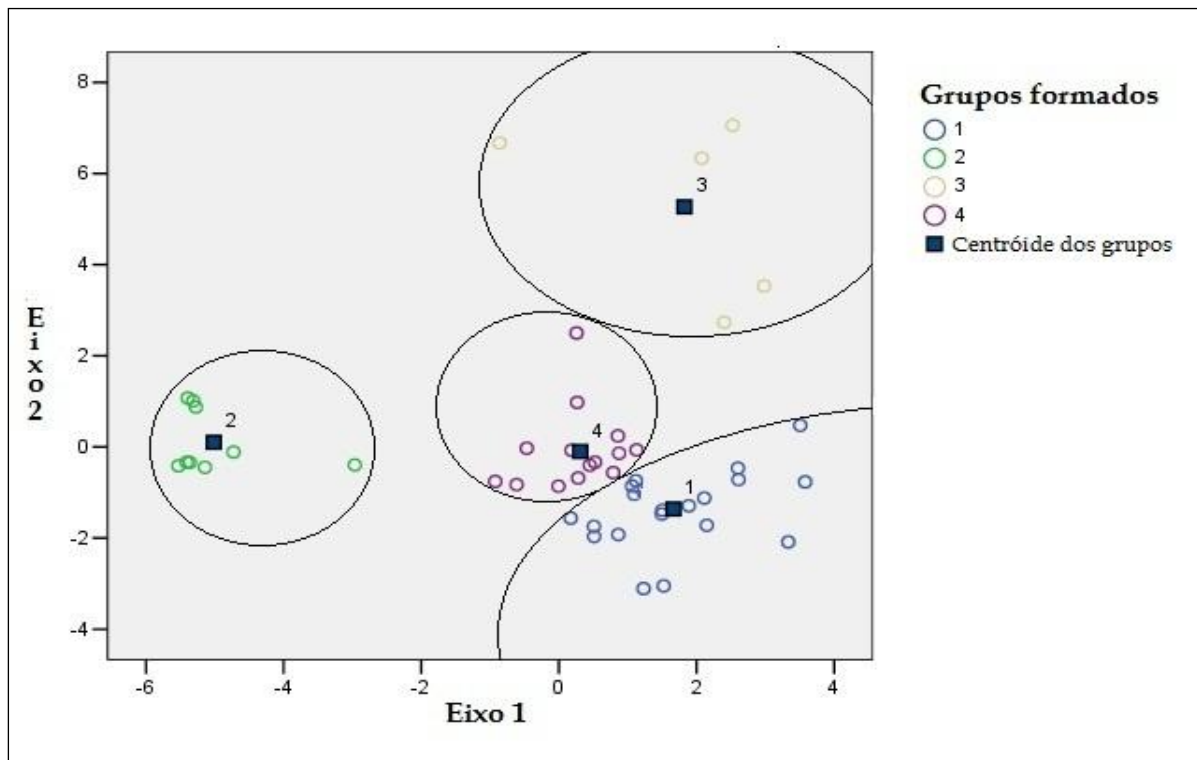
Variáveis	Grupos			
	1	2	3	4
<b>HMAX</b>	1,11 a	0,28 i	0,47 b	0,50 m
<b>AFE</b>	0,12 a	0,02 i	0,11 m	0,07 b
<b>MR</b>	-45,23 i	334,60 a	6,62 m	-5,15 b
<b>IPA</b>	1,85 b	0,34 i	9,19 a	2,29 m

a = valor alto; m = valor moderado; b = valor baixo; i = valor ínfimo

**Figura 3** – Análise de Agrupamento ilustrando a similaridade funcional entre espécies do dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE. O dendrograma com suas respectivas distâncias euclidianas entre os grupos formados foi gerado pelo método de Ward. Os números correspondem às espécies da Tabela 8.



**Figura 4** – Análise de Componente Principal das espécies do dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE.



Grupo 1 – Espécies com altos valores de Hmax e AFE, valores baixos de IPA e valores ínfimos de MR; Grupo 2 – Espécies com valores ínfimos de Hmax, AFE e IPA, associados a altas taxas de MR; Grupo 3 – Espécies com valores baixos de Hmax, valores intermediários de AFE e MR, associados a altas taxas de IPA; Grupo 4 – Espécies com baixos valores de AFE e MR, associados a valores intermediários de Hmax e IPA. Hmax = altura máxima; AFE = área foliar específica; MR = taxa de mortalidade; IPA = incremento periódico anual.

**Tabela 8** – Distribuição das espécies nos diferentes grupos funcionais gerados na Análise de Agrupamento nas plantas do dossel e sub-bosque da Mata de Zambana, Igarassu, PE.

Espécies						
Código	Nome científico	Grupos	Código	Nome científico	Grupos	
1	<i>Abarema cochliocarpos</i>	1	2	<i>Allophylus edulis</i>	2	
4	<i>Bowdichia virgilioides</i>		25	<i>Miconia ciliata</i>		
5	<i>Brosimum guianense</i>		26	<i>Miconia prasina</i>		
6	<i>Byrsonima sericea</i>		28	<i>Myrcia racemosa</i>		
10	<i>Clusia nemorosa</i>		30	<i>Ocotea gardneri</i>		
13	<i>Cupania racemosa</i>		38	<i>Rapanea guianensis</i>		
14	<i>Eschweilera ovata</i>		42	<i>Tabernaemontana flavicans</i>		
15	<i>Guapira nitida</i>		45	<i>Trichilia lepidota</i>		
16	<i>Guapira opposita</i>		46	<i>Vismia guianensis</i>		
17	<i>Guatteria schomburgkiana</i>		47	<i>Xylopia frutescens</i>		
18	<i>Henriettea succosa</i>		7	<i>Calyptranthes brasiliensis</i>		4
19	<i>Himatanthus phagedaenicus</i>		8	<i>Casearia javitensis</i>		
21	<i>Inga cayannensis</i>		11	<i>Coccoloba mollis</i>		
22	<i>Inga thibaudiana</i>		12	<i>Cordia superba</i>		
33	<i>Pera ferruginea</i>		20	<i>Hirtella racemosa</i>		
35	<i>Pogonophora schomburgkiana</i>		23	<i>Maytenus distichophyla</i>		
37	<i>Protium heptaphyllum</i>		24	<i>Maytenus obtusifolia</i>		
40	<i>Scheffera morototoni</i>	27	<i>Myrcia guianensis</i>			
43	<i>Tapirira guianensis</i>	29	<i>Myrcia sylvatica</i>			
44	<i>Thyrsodium spruceanum</i>	36	<i>Pouteria gardneri</i>			
3	<i>Alseis pickelii</i>	39	<i>Sacoglottis mattogrossensis</i>			
9	<i>Cecropia pachystachya</i>	41	<i>Schoepfia brasiliensis</i>			
31	<i>Ocotea glomerata</i>					
32	<i>Ouratea castanaeifolia</i>					
34	<i>Plathymentia reticulata</i>					

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1. CORRELAÇÃO ENTRE TRAÇOS

A maior parte das correlações entre os traços confirmou a nossa expectativa, embora com valores baixos de  $r$ , com destaque para as correlações negativas entre AFE e DBM também relatadas por Wright et al. (2007) que afirmam que a AFE diminui substancialmente com o aumento da densidade de madeira. Essa relação pode ser explicada pelo tamanho e forma dos sistemas hidráulicos das espécies, pois folhas maiores que exigem mais seiva, raramente coexistem com madeiras densas que a conduzem com menor intensidade (COOMES et al., 2008). Ressaltamos ainda a correlação negativa entre DBM e FS que não era esperada. Além disso, são escassos na literatura estudos que quantifiquem a relação entre FS e outros traços. Pesquisadores que relatam a existência de relação entre FS e taxas demográficas, apontam que o decréscimo da forma das sementes (maior esfericidade), juntamente com o investimento em densidade provoca o decremento das taxas demográficas (THOMPSON et al., 1993; JAKOBSSON e ERIKSSON, 2000; CORNELISSEN et al., 2003). Tais resultados nos permitem indicar a presença de importantes *trade-offs* esperados, por exemplo, as espécies que investiram em densidade, não investiram em Hmax e conflitantemente reduziram a AFE.

### 5.2. CORRELAÇÃO ENTRE TRAÇOS E TAXAS DEMOGRÁFICAS

A correlação significativa e negativa entre taxa de mortalidade e taxa de crescimento ( $r = -0,29$ ), indica que o desenvolvimento de estratégias de sobrevivência eficientes otimiza, paralelamente, o crescimento das espécies. DBM e Hmax foram os traços que mais influenciaram na MR, apesar da correlação negativa entre Hmax e MR não ser esperada, porém explicada pelo fato das espécies que investiram em Hmax terem se estabelecido na Mata de Zambana no período do estudo, enquanto que FS e AFE influenciaram diretamente nas taxas de crescimento, mesmo que de forma discreta. Subtende-se que, indiretamente, as taxas de crescimento foram modificadas por variações em DBM e Hmax, já que estes traços, ao alterar MR provocam, conseqüentemente alterações de IPA em direções opostas, evidenciando o *trade-off* crescimento/sobrevivência. Poorter et al. (2008) encontraram correlação não significativa entre taxas demográficas em florestas tropicais do território

boliviano e entenderam que a dificuldade de obter estimativas precisas de MR influenciou os resultados obtidos.

A correlação positiva, embora baixa, encontrada entre AFE e MR indica que a diminuição dos valores de AFE está relacionada com a otimização da defesa estrutural e vida útil foliar, revelando que as espécies que investem neste traço estão mais aptas a sobreviver a herbivoria ou ataque de micro-organismos a suas folhas, e conseqüentemente, diminuem suas taxas de mortalidade, padrão também relatado por Wright e Cannon (2001). De acordo com Poorter (2008) algumas espécies sobrevivem por mais tempo ao economizar nos investimentos em AFE, embora ressaltem que possíveis explicações para os baixos valores de  $r$  também podem ser justificadas pela mortalidade ocorrer de forma estocástica e lenta, não sendo possível, em alguns estudos, atribuir causas precisas ao declínio ou aumento dos valores desta taxa.

A baixa correlação negativa encontrada entre AFE e IPA é também relatada por autores, como Poorter et al. (2008) que ao estudarem a floresta neotropical de Chajul no México também obtiveram baixo  $r$  (-0,07). Os autores observaram que muitas vezes a interpretação das relações entre AFE e outros traços e taxas é complexa, pois as variações são influenciadas não só pelo investimento em biomassa foliar de cada espécie, sendo o número de meristemas ativos de fundamental importância nestas relações (STERCK e BONGERS, 2001).

As relações negativas entre DBM e MR das espécies da Mata de Zambana, apresentaram comportamento semelhante ao relatado por Poorter et al. (2008) para um grupo de florestas neotropicais no México, Panamá e Bolívia ( $r = -0,22$ ), indicando a tendência da mortalidade diminuir a medida que a DBM se eleva. Russo et al. (2010) obtiveram resultados semelhantes (relações negativas) para espécies arbóreas na Nova Zelândia em todas as classes de densidade estudadas. A baixa correlação entre DBM e MR, sugere que a mortalidade, em parte, ocorreu de forma independente, por causas de morte não associadas ao objeto de estudo como, por exemplo, deslizamentos. Suposição esta, convergente com os resultados de Allen et al. (1999). Além disso, Kraft et al. (2010) observaram que esta baixa relação entre DBM e MR pode se dar por conta da restrição filogenética das famílias amostradas, número de espécies amostradas e até mesmo pode oscilar entre os intervalos de amostragens nos sítios,



indicando que os fatores responsáveis pela relação entre DBM e MR variam espacialmente, taxonomicamente e temporalmente.

Nossos resultados não detectaram correlação entre DBM e IPA em Zambana, embora a literatura relate relações negativas e fortes entre a densidade da madeira e crescimento (SMITH e TUMEY, 1982; PUTZ et al., 1983; KING, 1986; CHAVE et al., 2006; KING et al., 2006; OSUNKOYA et al., 2007). Todavia, estudos analisando um número maior de espécies, relataram que quando estas correlações são estatisticamente significativas, muitas vezes são fracas (POORTER et al., 2008; CHAVE et al., 2009). Relatos de correlações significativas e negativas entre DBM e IPA são amplamente discutidos (MULLER-LANDAU, 2004; NASCIMENTO et al., 2005), e essa relação poderá enfraquecer consideravelmente com a idade para algumas espécies (FUJIMOTO et al., 2006), apontando mais um fator de variação nas correlações entre traços e taxas demográficas.

A correlação moderada e negativa entre Hmax e MR revela um padrão distinto do encontrado na literatura, como por exemplo, Poorter et al. (2008) e Russo et al. (2010) encontraram correlações positivas entre Hmax e MR em florestas no México e na Nova Zelândia, respectivamente. Por outro lado, Poorter et al. (2008) relatam que as correlações negativas para florestas neotropicais na Bolívia e Panamá, podem se dever ao fato de que as espécies ao se destacar na aquisição de energia através da captura de luz se estabelecem no dossel e, por determinado período de tempo, diminuem suas taxas de mortalidade. O fato se repetiu na Mata de Zambana e, no período do estudo, as espécies que se destacaram no investimento em Hmax não apresentaram taxas consideráveis de mortalidade, ressaltando Hmax como principal preditor de MR. Para a Mata de Zambana, podemos afirmar que, mesmo que a mortalidade observada no intervalo entre os levantamentos não represente um padrão, certamente foi influenciada pela altura máxima das espécies. De igual modo Hmax se mostrou como um importante eixo de diferenciação entre espécies arbóreas na Malásia e Austrália (THOMAS, 1996; KOHYAMA et al., 2003)

A correlação entre Hmax e IPA não se mostrou significativa, sendo necessárias, como instruíram Baraloto et al. (2010a), amostragens mais extensas, especialmente em florestas tropicais. Como mencionado anteriormente, essas correlações podem ser influenciadas por diversos fatores, tais como tamanho do fragmento e idade de formação da borda

(LAURANCE et al., 1998; HARPER et al., 2005). Estudos em florestas tropicais da Malásia indicam que a taxa de crescimento de espécies arbóreas aumenta com Hmax (THOMAS 1996, KING et al., 2006), no entanto a altura do dossel das florestas aumenta exponencialmente na competição pelo recurso da luz, e espécies com maiores valores de Hmax podem, em média, interceptar a luz de forma desproporcional em comparação com espécies menores, levando estas a morte (POORTER et al., 2006).

Ao contrário do registrado neste estudo, os trabalhos de Westoby (1998) e Moles et al. (2004) mostram que quanto menor a semente maior a taxa de mortalidade. Esses autores relataram que sementes menores, normalmente com formato próximo do esférico, são produzidas em maior número e têm maior capacidade de dispersão e colonização, demonstrando experimentalmente que as espécies que se utilizam desta estratégia sobrevivem mais. Deste modo, consideramos que a relação global está ausente na flora arbórea de Zambana, presumivelmente porque o comportamento das sementes, em relação a sua esfericidade e o funcionamento do ambiente operam de forma distinta na área estudada, sendo necessário mais estudos.

A correlação positiva entre FS e IPA não era esperada. De acordo com Moles et al. (2004), espécies pioneiras e de rápido crescimento tendem a ter sementes pequenas e esféricas, o que lhes confere o aumento de IPA. Poorter et al. (2008) argumentaram que também não encontraram correlações negativas entre traços da semente (massa da semente) e IPA em Floresta neotropical do Panamá e explicaram que, provavelmente o número reduzido de amostras, além de alterações provocadas por fenômenos climáticos e pedológicos, influenciaram nos resultados encontrados. Contudo, o resultado obtido neste estudo indica que o aumento da esfericidade tende a estar acompanhado da elevação das taxas de crescimento em área basal.

### 5.3. ANÁLISES DE REGRESSÃO

A análise de regressão entre MR e os traços apontou que, apesar da correlação positiva entre MR e AFE, o traço (AFE) não teve efeito sobre MR. Trata-se de um padrão inconsistente com a ideia que altos valores de AFE estão correlacionados com a elevação de MR, pois AFE é descrita na literatura como um traço importante na predição do desempenho das espécies (GRIME 1974; WRIGHT et al., 2010). Porém, como já mencionado, AFE pode

ter suas oscilações explicadas pelo número de meristemas ativos e não só por suas variações específicas (STERCK e BONGERS, 2001). A FS também não influenciou significativamente no modelo, fato inconsistente com as afirmações de Cornelissen et al. (2003) e Moles et al. (2004) que confirmaram a forte relação entre FS e MR. Hmax explicou 15% das variações em MR, sendo este um resultado que condiz em parte (esperávamos um valor de  $r^2$  mais alto) com a ideia de que o traço tem forte relação com taxas de mortalidade (FALSTER e WESTOBY, 2005). A densidade básica da madeira explicou 49% da variação na regressão e foi o melhor preditor de MR, presumivelmente porque é diretamente relacionado com os custos de construção da madeira, gastos de energia com a arquitetura da planta e estabilização da condutividade hidráulica, influenciam diretamente na sobrevivência das espécies (POORTER et al., 2008; KING et al., 2006). Os resultados foram semelhantes aos obtidos nas correlações, onde Hmax e DBM, nesta ordem, foram os traços melhor relacionados com MR, porém por haver mais *outliers* na correlação com Hmax, a análise de regressão estimou que o traço DBM foi o melhor preditor de MR.

Para estimar qual traço foi o melhor preditor de variação interespecífica na IPA, aplicamos a análise de regressão múltipla, porém não foi possível ajustar um modelo que explicasse com eficiência a variação de IPA em função dos traços. O modelo explicou somente 20% da variação. Esperávamos que o crescimento fosse dimensionado pelas variações de AFE, já que o traço influencia diretamente no investimento em biomassa para interceptação de luz (KITAJIMA, 1994). Do mesmo modo esperávamos que DBM influenciasse em IPA de forma negativa significativa, assim como nos resultados encontrados por Nascimento et al. (2005) na Amazônia. Ou que FS e Hmax contribuíssem de forma considerável no modelo como sugeriram Cornelissen et al. (2003) e Diaz et al. (2004). Assim, pode-se concluir que os resultados da análise de regressão múltipla não corroboram em nada com nosso modelo teórico. Isto significa que os traços não são bons preditores de IPA na Mata de Zambana, pois não determinaram as alterações de IPA de forma significativa. Como sugeriram Poorter et al. (2008), provavelmente seria necessário análises em um período maior de tempo e com um número maior de amostras. Esta discussão se torna mais complexa, posto que a competição por luz é assimétrica, no que diz respeito ao estabelecimento das espécies no dossel e os benefícios advindos do investimento em altura (SCHWINNING e WEINER, 1998). Entendemos que o incremento em IPA foi influenciado por traços e causas não

associadas, já que as relações podem ser dimensionadas por diversos fatores, tais como tamanho do fragmento e idade de formação da borda, além de influências climáticas e pedológicas (LAURANCE et al., 1998; HARPER et al., 2005; Poorter et al. 2008).

#### 5.4. GRUPOS FUNCIONAIS

A análise fatorial dos dados explicitou três fatores que propiciam a compreensão do comportamento dos traços e taxas de mortalidade de acordo com suas respectivas cargas fatoriais. Hmax e MR se apresentaram no primeiro fator e suas cargas se posicionaram em direções opostas, revelando que, no intervalo de tempo em que ocorreram as medições, a mortalidade regrediu à medida que as espécies investiam em Hmax. A estratégia, no estágio sucessional em que se encontra a mata de Zambana, beneficiou as espécies que investiram em Hmax, pois na disputa pelo recurso da luz, as plantas obtiveram êxito e se estabeleceram enquanto se direcionavam ao dossel, fato este já observado em outras florestas tropicais (LOEHLE, 2000; WESTOBY et al., 2002). DBM e AFE se posicionaram no segundo fator de maneira igualmente oposta, ou seja, espécies que investiram em DBM tiveram menores investimentos em AFE, evidenciando o *trade-off* crescimento/sobrevivência (WESTOBY, 1998). Contrariando nossas expectativas, FS e IPA se posicionaram no terceiro fator com cargas positivas. Esperávamos, apoiados nos estudos de Westoby (1998), que estas espécies, cujas sementes tendem para forma esférica, seriam melhores colonizadoras e, paralelamente acelerariam as taxas de crescimento. Em geral, a Análise Fatorial explicou em 70,44% a variabilidade total distribuída em três fatores compostos por traços e taxas.

A similaridade entre as espécies, em relação aos traços (AFE e Hmax) e as taxas demográficas (MR e IPA), permitiu a separação destas em grupos e possibilitou a distinção de quatro estratégias funcionais relacionadas ao seu crescimento, reprodução e sobrevivência, evidenciando mais uma vez a formação de importantes *trade-offs* já citados na literatura. Ao analisarmos o Grupo 1 (formado por 20 espécies), notamos que é constituído pelas espécies com maiores investimentos em AFE e Hmax, como *Pogonophora schomburgkiana*, *Schefflera morototoni* e *Cupania racemosa*, ou seja, espécies que adotaram a estratégia de reagir a oportunidades de crescimento rápido, como mencionam Reich et al. (1999). O elevado crescimento vertical parece estar pouco associado com as taxas de crescimento em área basal, contudo as espécies que compõe o grupo reduziram drasticamente suas taxas de

mortalidade no período deste estudo (2005 - 2011), sendo esta estratégia já prevista por King et al. (2006). A elevação de AFE, juntamente com Hmax era previsível, contudo deduzimos que o investimento em Hmax foi o fator determinante para a formação do grupo, já que a correlação negativa entre Hmax e MR foi evidente na Mata de Zambana. Correlação esta que contraria nossas expectativas teóricas, no entanto ressalta o fato das espécies, no período de estudo, terem se estabelecido à medida que investiam em Hmax, confirmando a hipótese de Ryan e Yoder (1997), que afirmam que a seleção natural conduz as plantas para a altura máxima.

O Grupo 2 (formado por dez espécies) foi composto por espécies com os menores valores de Hmax, AFE e IPA, e as maiores taxas de mortalidade. Fazem parte do grupo espécies com poucos indivíduos e com dinâmica acentuada como *Miconia ciliata*, *M. prasina*, e *Xylopia frutescens*, todas abundantes no sub-bosque. Estimar com precisão a estratégia adotada pelo grupo se torna inviável, uma vez que, em espécies com número reduzido de indivíduos a dinâmica poderia estar sendo sub ou superestimada. No entanto destacamos que essas espécies não investiram consideravelmente em nenhum dos traços avaliados, não apresentaram taxas de crescimento em área basal consideráveis e ainda estão associadas a altas taxas de mortalidade, o que nos leva a crer que são constantemente suplantadas por outras espécies que, de acordo com Lavorel et al. (1997) seria uma estratégia adaptativa.

O Grupo 3 é constituído por cinco espécies (*Alseis pickelii*, *Cecropia pachystachya*, *Ocotea glomerata*, *Ouratea castanaeifolia* e *Plathymenia reticulata*) que apresentaram uma estratégia distinta das demais: tiveram baixos valores de Hmax, valores moderados de AFE, e MR intermediária, e se caracterizando ainda por possuir altas taxas de crescimento em área basal. A estratégia, provavelmente, foi dimensionada pelos atributos de outro traço, ou ocorreu de forma aleatória, não sendo possível definir claramente sua estratégia funcional.

As espécies do Grupo 4 (formado por 12 espécies), como *Casearia javitensis*, *Coccoloba mollis*, *Cordia superba* e *Hirtella racemosa* apresentaram o centroide próximo do Grupo 1, ou seja, são espécies com estratégias semelhantes, no entanto foram discriminadas na Análise de Agrupamento por apresentarem baixos valores de AFE, crescendo de forma moderada tanto em diâmetro quando em altura, apresentando baixas taxas de mortalidade.

Reich et al. (1999) corroboram com a ideia desse grupo, pois entendem que baixos valores de AFE estão relacionados com a capacidade reduzida das espécies reagirem a oportunidades de crescimento rápido, portanto, os baixos valores de AFE observados são coerentes com os baixos investimentos em Hmax e IPA e de acordo com Poorter et al. (2008) é natural que AFE e Hmax reduzidos estejam associados a baixas taxas de mortalidade.

O uso de estratégias semelhantes, bem como a presença de *trade-offs* como os aludidos são relatados extensivamente na literatura (WESTOBY, 1998; WEIHER et al., 1999; WALKER e LANGRIDGE, 2002; ACKERLY, 2003; CORNELISSEN et al., 2003; DIAZ et al., 2004; MOLES et al., 2004; SACK e FROLE, 2006; POORTER et al., 2008; SUDING et al., 2008; FRESCHE et al., 2010).

## 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossa investigação representa um ponto de partida para avaliar como os traços podem ser usados para compreender a dinâmica de um remanescente de Floresta Atlântica. A interpretação dos traços e taxas demográficas através de análises multivariadas permitiu a separação das espécies em quatro grupos funcionais distintos, de acordo com suas respectivas estratégias de crescimento, reprodução e sobrevivência, salientando a existência de importantes *trade-offs*.

Estratégias estas que foram movidas pelas oscilações nos traços (altura máxima e forma de sementes) e nas taxas demográficas (taxa de mortalidade e taxa de crescimento). Entretanto, o ordenamento dos grupos indicou que, além da influência das variáveis analisadas, outros fatores como o tamanho das populações amostradas, a influência de outros traços não estudados e a elevada antropização da matriz, na qual está inserido o fragmento de Zambana podem ter influenciado a similaridade funcional entre as espécies que constituem os grupos. De qualquer forma, as diferenças expressivas entre os quatro grupos formados preenchem lacunas importantes no conhecimento sobre áreas tropicais e possibilitam a compreensão do funcionamento do ecossistema.

Futuros trabalhos deverão centrar-se na expansão da pesquisa dos grupos encontrados, especialmente no que se refere ao estudo de *trade-offs* como preditores intimamente ligados à

variação no crescimento-reprodução-sobrevivência das espécies arbóreas da Floresta Atlântica nordestina.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERLY, D. D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. **International Journal of Plant Sciences**, v.16, p.165-184, 2003.

ALLEN, R. B.; BELLINGHAM, P. J.; WISER, S. K. Immediate damage by an earthquake to a temperate montane forest. **Ecology**, v. 80, p.708-714, 1999.

ANTEN, N. P. R.; SCHIEVING, F. The role of wood mass density and mechanical constraints in the economy of tree architecture. **American Naturalist**, n.175, p.250-260, 2010.

AYRES, M; AYRES J. M; AYRES D. L; SANTOS A. S. **BioEstat 2.0**: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Belém/Brasília: Sociedade Civil Mamirauá/CNPq. 272 p. 2000.

BARALOTO, C.; GOLDBERG, D. E.; BONAL, D. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. **Ecology**, v.86, p.2461-2472, 2005.

BARALOTO, C.; PAINE, C. E. T.; PATINO, S.; BONAL, D.; HERAULT, B.; CHAVE, J. Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. **Functional Ecology**, v.24, p.208-216, 2010a.

BARALOTO, C.; PAINE, C. E. T.; POORTER, L.; BEAUCHENE, J.; BONAL, D.; DOMENACH, A. M.; HERAULT, B.; PATINO, S.; ROGGY, J. C.; CHAVE, J. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. **Ecology Letters**, v.13, p.1338-1347, 2010b.

BARBOSA, J. A.; SOUZA, E. M.; LIMA FILHO, M. F.; NEUMANN, V. H. A estratigrafia da Bacia Paraíba: uma reconsideração. **Estudos Geológicos**, v.13, p.89-108, 2003.

CASTILHO, C. V.; MAGNUSSON, W. E.; ARAÚJO, R. N. O.; LUIZÃO, R. C. C.; LUIZÃO, F. J.; LIMA, A. P.; HIGUCHI, N. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: effects of soil and topography. **Forest Ecology and Management**, v.234, p.85-96, 2006.

CHAVE, J.; MULLER-LANDAU, H. C.; BAKER, T. R.; EASDALE, T. A.; STEEGE, H. T.; WEBB, C. O. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. **Ecological Applications**, v.16, n.2, p.356-367, 2006.

CHAVE, J.; COOMES, D.; JANSEN, S.; LEWIS, S. L.; SWENSON, N. G.; ZANNE, A. E. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v.12, p.351-366, 2009.

CIENTEC (Consultoria e desenvolvimento de sistemas, Mata nativa – Sistema para análise fitossociológica e elaboração de planos de manejo de florestas nativas). Viçosa, MG: 1 CD-ROM. 2011.

COHEN, J. **Statistical power analysis for the behavioral sciences**. Routledge, 1988.



COLEY, P. D. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of antiherbivore defense. **Oecologia**, v.74, p.531-536, 1988.

COOMES, D. A.; HEATHCOTE, S.; GODFREY, E. R.; SHEPHERD, J. J.; SACK, L. Scaling of xylem vessels and veins within the leaves of oak species. **Biological Letters**, v.4, p.302-306, 2008.

CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; TER STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v.51, p.335-380, 2003.

CPRH (Companhia Pernambucana do Meio Ambiente). **Diagnóstico socioambiental do litoral norte de Pernambuco**. Recife: CPRH. 214 p. 2003

DIAZ S.; HODGSON, J. G.; THOMPSON, K.; CABIDO, M.; CORNELISSEN, J. H. C.; JALILI, A.; MONTSERRAT-MARTI, G.; GRIME, J. P.; ZARRINKAMAR, F.; ASRI, Y.; BAND, S. R.; BASCONCELO, S.; CASTRO-DIEZ, P.; FUNES, G.; HAMZEHEE, B.; KHOSHNEVI, M.; PEREZ-HARGUINDEGUY, N.; PEREZ-RONTOME, M. C.; SHIRVANY, F. A.; VENDRAMINI, F.; YAZDANI, S.; ABBAS-AZIMI, R.; BOGAARD, A.; BOUSTANI, S.; CHARLES, M.; DEHGHAN, M.; DE TORRES-ESPUNY, L.; FALCZUK, V.; GUERRERO-CAMPO, J.; HYND, A.; JONES, G.; KOWSARY, E.; KAZEMI-SAEED, F.; MAESTRO-MARTINEZ, M.; ROMO-DIEZ, A.; SHAW, S.; SIAVASH, B.; VILLAR-SALVADOR, P.; ZAK, M. R. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. **Journal of Vegetation Science**, v.15, p.295-304, 2004.

DIAZ, S.; LAVOREL, S.; DE BELLO, F.; QUÉTIER, F.; GRIGULIS, K.; ROBSON, T. M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Science**, v.104, p.20684-20689, 2007.

FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Plant height and evolutionary games. **Trends in Ecology and Evolution**, v.18, p.337-343, 2003.

FRESCHET, G. T.; CORNELISSEN, J. H. C.; VAN LOGTESTIJN, R. S. P.; AERTS, R. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. **Journal of Ecology**, v.98, p.362-373, 2010.

FUJIMOTO, T.; KITA, K.; UCHIYAMA, K.; KUROMARU, M.; AKUTSU, H.; ODA, K. Age trends in the genetic parameters of wood density and the relationship with growth rates in hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* L. *kaempferi*). **Journal Forestry Research**, v.11, p.157, 2006.

GIVNISH, J. T. Plant stems: biomechanical adaptation for energy capture and influence on species distributions. In: **Plant Stems: Physiology and Functional Morphology**, p.3-49. 1995.

GRIME, J. P. Vegetation classification by reference to strategies. **Nature**, v.250, p.26-231,

1974.

GRIME, J. P. The role of plasticity in exploiting environmental heterogeneity. In: Caldwell, M. M. & Pearcy, R. W. (eds.) **Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above-and-Below-Ground**. Academic, New York, p. 1- 19, 1994.

GRIME, J. P. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. **Science**, v.277, p.1260-1261, 1997.

HAIR, J. F.; et al. (**Análise Multivariada de Dados. Tradução Adonai Schlup Sant Anna**). 6ª edição Bookman, Porto Alegre-RS. p. 688, 2009.

HARPER, K. A.; MACDONALD, S. E.; BURTON, P. J.; CHEN, J.; BROSOFSKE, K. D. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. **Conservation Biology**, v.19, p.768-782, 2005.

HOOPER, D. U.; VITOUSEK, P. M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. **Science**, v.277, p.1302-1305, 1997.

IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). **Manual técnico da vegetação brasileira**. Manuais técnicos em Geociências, 1. Rio de Janeiro: IBGE. 91 p. 1992

JAKOBSSON, A.; ERIKSSON, O. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. **Oikos**, v.88, p.494-502, 2000.

JARDIM, A. V. F. **Previsão de guildas de dispersão e de fenologia foliar com base em atributos funcionais para espécies arbustivo-arbóreas em uma área de cerrado sensu stricto em Itirapina**. 2006. 78 f. Dissertação. UFSCar. São Carlos. 2006.

KING, D. A. Tree form, height growth, and susceptibility to wind damage in *Acer saccharum*. **Ecology**, v.67, p.980-990. 1986.

KING, D. A.; DAVIES, S. J.; TAN, S.; SUPARDI, M. N. N. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. **Journal of Ecology**, v.94, p.670-680, 2006.

KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia**, v.98, p.419-428, 1994.

KOHYAMA, T.; SUZUKI, E.; PARTOMIHARDJO, T.; YAMADA, T.; KUBO, T. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. **Journal of Ecology**, v.91, p.797-806, 2003.

KÖPPEN, W. **Climatologia**. Cidade do México: Fondo Cultura Econômica. 1948.

KRAFT, N. J. B.; VALENCIA, R.; ACKERLY, D. D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. **Science**, v.322, p.580-582, 2008.

- KRAFT, N. J. B.; ACKERLY, D. D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. **Ecology Monography**, v.80, p.401-422, 2010.
- LAURANCE, W. F.; FERREIRA, L. V.; RANKIN-DE-MERONA, J. M.; LAURANCE, S. G.; HUTCHINGS, R.; LOVEJOY, T. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. **Conservation Biology**, v.12, p.460-64, 1998.
- LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LANDSBERG, J.; FORBES, T. D. A. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Trends in Ecology and Evolution**, v.12, p.474-478, 1997.
- LAWTON, R. O. Ecological constraints on wood density in a tropical montane rain forest. **American Journal of Botany**, v.71, p.261-267, 1984.
- LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 3, n. 4, p. 347-358, 1987.
- LIMA, A. L. A. **Tipos funcionais fenológicos em espécies lenhosas da caatinga, Nordeste do Brasil**. 2010. 117 f. Tese (Doutorado em Botânica) – Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. 2010.
- LINS e SILVA, A. C. B. **Influência da área e da heterogeneidade de habitats na diversidade vegetal em fragmentos de Floresta Atlântica**. Tese, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 2010.
- LOEHLE, C. Strategy space and the disturbance spectrum: a life history model for tree species coexistence. **American Naturalist**, p.156, v.14-33, 2000.
- MANLY, B. F. J. **Multivariate statistical methods: a primer**. 2. ed. London: Chapman & Hall, 215 p. 1997.
- MANLY, B. J. F. **Métodos estatísticos multivariados: uma introdução**. 3. ed. Porto Alegre: Bookman, 229 p. 2008.
- MARKESTEIJN, L.; POORTER, L.; BONGERS, F.; PAZ, H.; SACK, L. Hydraulics and life-history of tropical dry forest tree species: coordination of species drought- and shade-tolerance. **New Phytologist**, p.191, v.480-495, 2011.
- MARTINEZ-VILALTA, J.; MENCUCCINI, M.; VAYREDA, J.; RETANA J. Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and Mediterranean tree species. **Journal of Ecology**, v.98, p.1462-1475, 2010.
- METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; DIXO, M.; BERNACCI, L. C.; RIBEIRO, M. C.; TEIXEIRA, A. M. G; PARDINI, R. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biological Conservation**, v.142, p.1166-1177, 2009.

- MINGOTI, S. A. **Análise de dados através de métodos de estatística multivariada: uma abordagem aplicada.** Belo Horizonte: UFMG, 297 p. 2005
- MOLES, A. T.; FALSTER, D. S.; LEISHMAN, M. R.; WESTOBY, M. Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime. **Journal of Ecology**, v.92, p.384-396, 2004.
- MOORI, R. G.; MARCONDES, R. C.; ÁVILA, R. T. A Análise de Agrupamentos como Instrumento de Apoio à Melhoria da Qualidade dos Serviços aos Clientes. **Revista de Administração Contemporânea**, v. 6, n. 1, p.23, 2002.
- MULLER-LANDAU, H. C. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. **Biotropica**, v.36, p.20-32, 2004.
- NASCIMENTO, H. E. M.; LAURANCE, W. F.; CONDIT, R.; LAURANCE, S. G.; ANGELO, S. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. **Journal of Vegetable Science**, v.16, p.625-634, 2005.
- OSUNKOYA, O. O.; SHENG, T. K.; MAHMUD, N. A.; DAMIT, N. Variation in wood density, wood water content, stem growth and mortality among twenty-seven tree species in a tropical rainforest on Borneo Island. **Austral Ecology**, v.32, p.191-201, 2007.
- PHILIPPI, T; SEGER, J. Hedging one's evolutionary bets, revisited. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 4, n. 2, p. 41-44, 1989.
- POORTER, H. Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective. In: ROY, J. and GARNIER, E. (eds.) **A whole-plant perspective on carbon-nitrogen interactions.** SPB Publishing, The Hague, p.111-127, 1994.
- POORTER, L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology**, v.13, p.396-410, 1999.
- POORTER, L.; BONGERS, L.; BONGERS, F. Architecture of 54 moist forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. **Ecology**, v.87, p.1289-1301, 2006.
- POORTER, L.; WRIGHT, S. J.; PAZ, H.; ACKERLY, D. D.; CONDIT, R.; IBARRA-MANRIQUEZ, G.; HARMS, K. E.; LICONA, J. C.; MARTINEZ-RAMOS, M.; MAZER, S. J.; MULLER-LANDAU, H. C.; PENA-CLAROS, M.; WEBB, C. O.; WRIGHT, I. J. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology**, v.89, p.908-920, 2008.
- POORTER, H.; NIINEMETS, U.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, v.182, p.565-588, 2009.
- PRESTON, K. A.; CORNWELL, W. K.; DENOYER, J. L. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. **New Phytologist**, v.170, p.807-818, 2006.

PUTZ, F. E.; COLEY, P. D.; LU, K.; MONTALVO, A.; AIELLO, A. Uprooting and snapping of trees – structural determinants and ecological consequences. **Canadian Journal of Forest Research**, v.13, p.11-020, 1983.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. **From tropics to tundra: global convergence in plant functioning**. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, v.94, p.13730-13734, 1997.

REICH, P. B.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M. B.; VOSE, J. M.; GRESHAM, C.; VOLIN, J. C.; BOWMAN, W. D. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. **Ecology**, v.80, p.1955-1969, 1999.

RUSSO, S. E.; JENKINS, K. L.; WISER, S. K.; URIARTE, M.; DUNCAN, R. P; COOMES, D. A. Interspecific relationships among growth, mortality and xylem traits of woody species from New Zealand. **Functional Ecology**, v.24, p.253-262, 2010.

RYAN, M. G.; YODER, B. J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. **Bioscience**, v.47, p.235-242, 1997.

SACK, L.; FROLE, K. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. **Ecology**, v.87, p.483-491, 2006.

SANTIAGO, L. S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; FISHER, J. B.; MACHADO, K.; WOODRUFF, D.; JONES, T. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v.140, p.543-550, 2004.

SCHWINNING, S.; WEINER, J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. **Oecologia**, v.113, p.447-455, 1998.

SHEIL, D.; MAY, R. M. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. **Journal of Ecology**, v. 84, p. 91-100. 1996.

SILVA, M. A. M. **Efeito de borda na estrutura e na dinâmica espaço-temporal de um fragmento de Mata Atlântica no Nordeste do Brasil**. 2010. 47 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) – Departamento de Ciência Florestal. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Recife. 2010.

SMITH, D. W.; TUMEY, P. R. Specific density and caloric value of the trunk wood of white birch, black cherry, and sugar maple and their relation to forest succession. **Canadian Journal of Forest Research**, v.12, p.186-190, 1982.

SOUZA, A. L.; FERREIRA, R. L. C.; XAVIER, A. **Análise de agrupamento aplicada à área florestal**. Viçosa, MG: SIF, 109 p. 1997.

STATISTICAL PACKAGE FOR THE SOCIAL SCIENCES – SPSS. **Command Syntax Reference**. SPSS® 13.0. Chicago. p. 593-610. 2004

STERCK, F. J.; BONGERS, F. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. **Journal of Ecology**, v.89, p.1-13, 2001.

SUDING, K. N.; LAVOREL, S.; CHAPIN, F. S.; CORNELISSEN, J. H. C.; DIAZ, S.; GARNIER, E.; GOLDBERG, D.; HOOPER, D. U.; JACKSON, S. T.; NAVAS, M. L. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. **Global Change Biology**, v.14, p.1125-1140, 2008.

THOMAS, S. C. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. **American Journal of Botany**, v.83, p.556-566, 1996.

THOMPSON, K.; BAND, S. R.; HODGSON, J. G. Seed size and shape predict persistence in soil. **Functional Ecology**, p. 236-241, 1993.

TILMAN, D.; KNOPS, J.; WEDIN, D.; REICH, P.; RITCHIE, M.; SIEMANN, E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. **Science**, v.277, p.1300-1302, 1997.

TRINDADE, M. B.; LINS-E-SILVA, A. C. B.; SILVA, H.P.; FIGUEIRA, S. B.; SCHESSL, M. Fragmentation of the Atlantic Rainforest in the Northern Coastal Region of Pernambuco, Brazil: recent changes and implications for conservation. **Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability**, v.2, p.5-13, 2008.

TRUGILHO, P. F.; SILVA, D. A.; FRAZÃO, F. J. L.; MATOS, J. L. M. Comparação de métodos de determinação da densidade básica em madeira. **Acta Amazonica**, v.20, p.307-319, 1990.

TYREE, M. T.; SPERRY, J. S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. **Annual Review of Plant Physiology**, v.40, p.19-36, 1989.

VENABLE, D. L.; BROWN, J. S. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. **American Naturalist**, p. 360-384, 1988.

VIOLLE, C.; NAVAS, M. L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v.116, p.882-892, 2007.

VITOUSEK, P. M.; HOOPER, D. U. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In: **Biodiversity and ecosystem function**. (SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. ed.) Berlin: Springer-Verlag, p. 3-14, 1994.

WALKER, B. H.; LANGRIDGE, J. L. Measuring functional diversity in plant communities with mixed life forms: a problem of hard and soft attributes. **Ecosystems**, v.5, p.529-538, 2002.

WEIHER, E.; VAN DE WERF, A.; THOMPSON, K.; RODERICK, M.; GARNIER, E.; ERIKSSON, O. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. **Journal of Vegetation Science**, v.10, p.609-620, 1999.

WESTOBY, M.; LEISHMAN, M. R.; LORD, J. M. Comparative ecology of seed size and seed dispersal. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v.351, p.1309-1318, 1996.

WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant and Soil**, v.199, p.213-227, 1998.

WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; MOLES, A. T.; VESK, P. A.; WRIGHT, I. J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.33, p.125-159, 2002.

WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends Ecology**, v.21, p.261-268, 2006.

WRIGHT, I. J.; CANNON, K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low nutrient, sclerophyll flora. **Functional Ecology**, v.15, p.351-359, 2001.

WRIGHT, S. J.; MULLER-LANDAU, H.; CONDIT, C. R.; HUBBELL, S. P. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. **Ecology**, v.84, p.3174-3185, 2003.

WRIGHT, I. J.; ACKERLY, D. D.; BONGERS, F.; HARMS, K. E.; IBARRA-MANRÍQUEZ, G.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; MAZER, S. J.; MULLER-LANDAU, H. C.; PAZ, H.; PITMAN, N. C. A.; POORTER, L.; SILMAN, M.; VRIESENDORP, C. F.; WEBB, C. O.; WESTOBY, M.; WRIGHT, S. J. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation. in seven Neotropical Forests. **Annals of Botany**, v.99, p.1003-1015, 2007.

WRIGHT, S. J.; KITAJIMA, K.; KRAFT, N.; REICH, P.; WRIGHT, I. Functional traits and the growth-mortality tradeoff in tropical trees. **Ecology**, v.91, p.3664-3674, 2010.